LES FORÊTS ACIDOPHILES DU JURA

ÉTUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE

THESE

présentée à la faculté des sciences
de l'Université de Neuchâtel
pour obtenir le grade de Docteur ès sciences
par

JEAN-LOUIS RICHARD
de Neuchâtel et Premier (Vaud)
ingénieur forestier

Extrait des matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse.
Fascicule 38. 1961.
(Publié comme tirage à part le 20 juin 1961)

ÉDITIONS HANS HUBER BERNE
1961

LES FORÊTS ACIDOPHILES DU JURA

ÉTUDE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE

THESE

présentée à la faculté des sciences
de l'Université de Neuchâtel
pour obtenir le grade de Docteur ès sciences
par

JEAN-LOUIS RICHARD
de Neuchâtel et Premier (Vaud)
ingénieur forestier

Extrait des matériaux pour le levé géobotanique de la Suisse.
Fascicule 38. 1961.
(Publié comme tirage à part le 20 juin 1961)

ÉDITIONS HANS HUBER BERNE
1961

Université de Neuchâtel
Faculté des Sciences

La Faculté des sciences de l'Université de Neuchâtel, sur le rapport de messieurs les professeurs *Cl. Favarger, Ch. Terrier* et *M. Moor*, autorise l'impression de la présente thèse sans exprimer d'opinion sur les propositions qui y sont contenues.

Neuchâtel, 16 mai 1961.

Le doyen:
Cl. Favarger

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

©
Copyright by Editions Hans Huber, Berne 1961
Tous droits réservés
Imprimé en Suisse · In der Schweiz gedruckt · Printed in Switzerland
Imprimerie Walter Fischer, Berne

Table des matières

Introduction 5
I. Historique 5
II. Exposé des problèmes 6
III. Méthodes 10
IV. Le domaine étudié 15
V. Plan du travail 19
VI. Remerciements 19

PREMIÈRE PARTIE

Les forêts acidophiles des lisières du massif

Aperçu général 21
I. Melampyro-Fagetum 21
II. Luzulo-Fagetum 30
III. Relations entre la végétation et l'acidité du sol dans les associations du Luzulo-Fagion 37
IV. Carici-Fagetum 40
V. Comparaison entre les associations du Luzulo-Fagion et le Carici-Fagetum.. 46
VI. Lathyro-Quercetum 66
VII. Les forêts feuillues acidophiles du Jura français 72
VIII. Conclusions 75

DEUXIÈME PARTIE

Les forêts acidophiles de résineux

Aperçu général 79
I. Asplenio-Piceetum 80
II. Lycopodio-Mugetum 87
III. Ecologie des stations d'épicéas nains 99
IV. Sphagno-Piceetum 110
V. Sphagno-Mugetum 119
VI. Equiseto-Abietetum 122
VII. Considérations sur la limite supérieure de la forêt et l'étage subalpin dans le Jura 126
VIII. Conclusions 130

TROISIÈME PARTIE

Influence de la roche mère, du relief et du climat local sur la répartition de quelques associations forestières naturelles du Jura 135
Résumé des principaux résultats 145
Bibliographie 159

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547926_0033

Introduction

I. HISTORIQUE

Avant d'entrer dans le vif du sujet, nous pensons qu'il est bon de jeter un regard en arrière pour placer notre étude dans sa perspective naturelle et pour montrer ce que nous devons à nos prédécesseurs [1]. Laissant délibérément de côté les travaux purement floristiques, nous relèverons ici les études les plus importantes sur la végétation du Jura.

En 1849 déjà, THURMANN publie son «Essai de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura». Cette œuvre fondamentale ouvre la voie aux recherches écologiques dans le Jura. Géologue de formation, THURMANN pensait que c'est davantage la structure physique que la nature chimique du sol qui détermine la répartition de la végétation. Bien que la base du travail de THURMANN fût essentiellement floristique, celui-ci donne cependant des listes d'espèces croissant ensemble sur tel ou tel type de sol et caractéristiques d'une certaine catégorie de roches mères (roches dysgéogènes ou eugéogènes). D'autre part, son étude, remarquablement documentée pour l'époque, souligne les contrastes de végétation qui existent entre le Jura d'une part, les Vosges, la Forêt-Noire, le Plateau suisse, etc. d'autre part. THURMANN s'est occupé aussi des étages de végétation du Jura.

Peu après, CHRIST (1868) précise les zones altitudinales établies par THURMANN et distingue déjà de nombreux milieux biologiques avec leurs espèces caractéristiques. MAGNIN (1904) se spécialise, entre autres, dans l'étude des groupements aquatiques des lacs jurassiens, tandis que BAUMBERGER (1904), PROBST (1907) et SPINNER (1910) font connaître les garides. Les travaux de FAVRE et THIÉBAUD (1905-1907), GRABER (1924), FAVRE (1925), quoique essentiellement floristiques, s'efforcent de distinguer des groupements végétaux. IMCHENETZKY (1926) fut le premier à décrire, dans le Jura, un certain nombre d'associations, dans le sens moderne du terme. C'est à cette même époque qu'AUBERT et LUQUET (1930) étudient les associations végétales du Mont-Tendre et que SPINNER (1932) et ISCHER (1935) décrivent la végétation du Haut-Jura neuchâtelois, en s'attachant tout spécialement à celle des marais bombés. BRAUN-BLANQUET, en 1932, publie un travail fondamental sur les forêts du Jura; les idées de cet auteur sont reprises par QUANTIN (1935) qui fait connaître les Chênaies du Jura méridional, par Mme POTTIER-ALAPETITE (1943) et enfin par MOOR (1940, 1942, 1945, 1947, 1950, 1951, 1952, 1954, 1955, 1957). BACH (1950) publie, en collaboration avec MOOR, une étude détaillée des sols forestiers calcaires du Jura; il est le premier à définir avec autant de clarté les facteurs écologiques décisifs. ZOLLER (1947, 1951, 1954) étudie, dans la région du Weis-

[1] Pour ce chapitre, nous nous référons en partie à FURRER (1950, 1959) et à MOOR (1955).

senstein, la végétation-relique des pentes marneuses (dont nous trouvons la réplique dans les Gorges de l'Areuse, Jura neuchâtelois), ainsi que les prairies jurassiennes à Bromus erectus. LÜDI (1953) donne un aperçu des principaux types de végétation du Jura central et pose de nombreux problèmes sur lesquels nous reviendrons.

Dans son étude sur les forêts naturelles d'épicéas du Jura, SCHWARZ (1955) introduit les méthodes d'analyses florististiques, écologico-physionomique et phytocoenologique développées par E. SCHMID. Enfin, dans son ouvrage sur la flore et la végétation des Alpes, FAVARGER (1958, Vol. II) consacre quelques pages à la végétation du Jura, évoquant en particulier le problème des pelouses culminales et celui des forêts «subalpines» d'épicéas.

La cartographie de la végétation est, en quelque sorte, l'aboutissement de toutes ces études. Les cartes les plus récentes du Jura sont les suivantes: SCHMID (1949, 1950): carte de la végétation de la Suisse, GUINOCHET (1955): carte des groupements végétaux de la région de Pontarlier, MOOR et SCHWARZ (1957): carte de la végétation du Creux du Van. Nous-même préparons depuis 1950 la carte phytosociologique de l'ensemble des forêts du canton de Neuchâtel.

II. EXPOSÉ DES PROBLÈMES

La brève énumération qui précède montre que la végétation du Jura, dans son ensemble, est assez bien connue. Il reste cependant beaucoup de problèmes à résoudre.

Tout d'abord la description des groupements végétaux est loin d'être complète et satisfaisante. En effet, une partie des travaux auxquels nous avons fait allusion sont antérieurs à l'épanouissement des méthodes phytosociologiques actuelles et les « associations » décrite par certains auteurs ne répondent pas aux exigences des techniques modernes, ce qui rend difficile la comparaison avec d'autres contrées. Il en est ainsi de beaucoup de groupements de prairies. Nous ne faisons que signaler cette lacune en passant. Notre formation professionnelle à l'Ecole forestière de Zurich, le souci d'apporter une contribution valable à la sylviculture en pays de Neuchâtel, nous ont orienté tout naturellement vers les groupements forestiers.

Or, au moment où nous avons commencé nos recherches (1953), seuls des groupements du Fagion (Asperulo-Fagion, TÜXEN, 1955) avaient été étudiés d'une manière suffisamment précise [2]. Ceux-ci constituent, il est

[2] STAMM (1938), puis ETTER (1943) ont décrit dans le Jura septentrional un groupement qu'ils subordonnent au Fraxino-Carpinion (Querco-Carpinetum calcareum), mais ce groupement a été rattaché par la suite au Fagion sous le nom de Carici-Fagetum.

vrais, la très grande majorité des forêts jurassiennes, celles qui végètent sur un sol calcaire. On peut les qualifier de forêts neutrophiles, parce que le tapis végétal de ces forêts ne compte pas d'espèces acidophiles et que le pH du sol y est voisin de la neutralité (il est rarement $< 6,0$).

On sait pourtant depuis longtemps que la végétation du Jura comprend aussi des enclaves — de faible étendue spatiale il est vrai — d'une végétation toute différente, comparable à celle qu'on peut observer en dehors du Jura dans des contrées silicieuses. THURMANN (op. cit.) consacre le chapitre XII de son traité à ce qu'il nomme «contrastes en petit». A vrai dire, il ne décèle ces contrastes que sur les lisières du domaine jurassien (par exemple sur la lisière occidentale française). Par contre MAGNIN (1893) signale l'existence en plein Jura «de plantes silicicoles isolées, ou même de véritables florules locales de plantes calcifuges contrastant avec la flore calcicole environnante». Il remarque ceci: «La présence de ces plantes est toujours accompagnée d'un changement dans la nature du sol; ces ‚contrastes en petit' (THURMANN) s'observent en effet sur des terrains pauvres en carbonates de chaux, comme les sols organiques (humus des forêts de sapins, tourbières), les couches particulièrement riche en silice de certains étages jurassiques (Bajocien à silex et à polypiers, Oxfordien à chailles, dolomie portlandienne, grès vert, terrain sidérolithique), les terrains de transport (alluvions vosgiennes de la vallée de l'Ognon, chailles remaniées du Jura bisontin, erratique alpin du Jura méridional); ils sont dus enfin à l'influence de la lixiviation pluviale épuisant les parties superficielles des couches précédentes du peu de calcaire qu'elles contiennent et les rendant absolument silicieuses . . .» Ailleurs, le même auteur (1893) donne une liste des «éléments de la flore calcifuge jurassienne», c'est-à-dire des plantes qui se rencontrent «sur les sols oligocalciques, acalciques, humiques ou acides du district jurassien», et il recommande aux lecteurs de sa revue [3] de recueillir des renseignements précis sur l'habitat de ces plantes contrastantes. Cet appel suscita quelques observations de détail et par la suite divers auteurs ont étudié l'écologie de telle ou telle espèce calcifuge de la flore jurassienne (par exemple SPINNER, 1932, b.).

Mais il n'échappe à aucun phytogéographe moderne que le problème, posé par MAGNIN, de ces «florules silicicoles» [4] en plein Jura ne pouvait être convenablement résolu que par une monographie sociologique et écologique. C'est pourquoi il nous a paru nécessaire de compléter la descrip-

---

[3] Les archives de la flore jurassienne.

[4] On sait que la notion d'espèces silicicoles a été pratiquement remplacée par celle d'espèces acidophiles. Le terme «acidophile» lui-même n'est peut-être pas très heureux, puisqu'il est formé d'une racine latine et d'une racine grecque. Certains auteurs de langue allemande l'ont remplacé par celui d'«oxyphile». Nous emploierons le premier, car même si son étymologie est contestable, il est consacré par l'usage international. Cf. BRAUN-BLANQUET (1951), p. 214.

tion de la végétation jurassienne par une étude détaillée des enclaves acidophiles. Ces enclaves, disséminées dans toute la chaîne du Jura, appartiennent à deux ensembles bien distincts.

Le premier est constitué par des forêts de feuillus (Hêtraies et Chênaies) comprenant une proportion variable, parfois très forte, de sapin blanc ou de pin sylvestre et localisées aux lisières du massif: à l'est, sur les pentes et au pied de la haute chaîne, à l'ouest, sur le premier plateau du Jura français. Les forêts acidophiles du versant oriental croissent sur les moraines latérales du glacier du Rhône, celles du versant occidental sur les argiles à chailles de l'Oxfordien supérieur et sur les marnes argoviennes.

Le deuxième ensemble englobe les forêts naturelles d'épicéas et celles de pins de montagne qui sont caractérisées par un cortège d'espèces acidophiles croissant de préférence sur l'humus brut [5]. Ces forêts de résineux occupent des stations très variées sur des roches mères non moins variées. Elles végètent aux étages montagnard moyen et supérieur. (On ne les trouve qu'exceptionnellement au-dessous de 900 m.)

En 1955, il a paru un travail de Schwarz (op. cit.) sur les forêts naturelles d'épicéas du Jura. Bien que le point de départ de cette monographie fût différent du nôtre (l'auteur n'avait pas particulièrement en vue les groupements acidophiles), le champ d'études de Schwarz recouvrait une partie de celui auquel nous nous étions intéressé. Si, malgré cela, nous avons poursuivi nos recherches sur les Pessières jurassiennes, c'est qu'il nous est apparu à la lecture de ce mémoire qu'il n'épuisait pas le sujet. De plus, les méthodes utilisées par l'auteur différaient radicalement de celles que nous avions décidé d'employer. Nous n'avons pas à nous prononcer sur les mérites respectifs des méthodes de Braun-Blanquet et de E. Schmid. Nous pensons simplement que les deux méthodes ont chacune des avantages que nous discuterons plus loin (voir p. 10). Quoi qu'il en soit, elles ne font pas ressortir les mêmes faits: la première éclairant davantage, à notre avis, les données écologiques, tandis que la seconde met en lumière surtout les faits géographiques et historiques. C'est pourquoi nous n'avons pas pensé qu'une étude des Pessières jurassienne, entreprise d'après la méthode zuricho-montpelliéraine, ferait double emploi avec la monographie de Schwarz. De plus, les études sur les forêts calcicoles du Jura ayant été faites à l'aide des méthodes de Braun-Blanquet, il apparaissait souhaitable de poursuivre l'étude du tapis végétal jurassien à l'aide des mêmes techniques. Un exemple récent nous a prouvé que des monographies d'une même région, entreprises au moyen des deux méthodes différentes dont il vient d'être question, se complétaient réciproquement. C'est le cas pour les travaux de Kuoch (1954) et de Saxer (1955).

---

[5] La Pineraie des crêtes ou Daphno-Pinetum (Moor, 1957) qui s'agrippe aux arêtes calcaires des versants chauds est évidemment exclue de cet ensemble.

D'ailleurs la double étude par Moor et Schwarz (1957) de la région du Creux du Van prouve que la commission phytogéographique de la société helvétique des Sciences naturelles jugeait une telle confrontation instructive.

Compléter la description des forêts naturelles du Jura ne constitue qu'un premier but de ce travail. Au fur et à mesure que nous avancions dans nos recherches, nous avons été de plus en plus préoccupé par le probème du déterminisme de la végétation calcifuge du Jura. Les forêts acidophiles d'essences feuillues et de sapins du versant oriental représentent-elles l'aboutissement d'une lente évolution de la végétation neutrophile sous l'influence du climat, comme l'ont admis certains auteurs (voir p. 76)? Ou bien leur existence est-elle conditionnée avant tout par la nature de la roche mère (moraines plus ou moins riches en éléments siliceux)? La pauvreté relative en carbonates des moraines mixtes est-elle le seul facteur responsable de l'acidité du sol, ou bien y a-t-il accentuation du processus d'entraînement des bases par suite d'une composition granulométrique du sol différente de celle qui se présente sur une roche calcaire?

Les préoccupations pratiques du forestier s'ajoutaient aux questions théoriques du phytogéographe: pour quelles raisons les forêts dont nous venons de parler sont-elles si productives, malgré leur pauvreté floristique relative et malgré l'acidité du sol qui est vraisemblablement liée à un certain déficit en sels minéraux? Pourquoi l'accroissement est-il beaucoup plus élevé dans ces groupements (Hêtraie à Mélampyre, Hêtraie à Luzules) que dans la Hêtraie à Laiches qui croît sur calcaire? Quelle place convient-il de donner au sapin dans les forêts de basse altitude du pied du Jura? Voilà tout autant de questions auxquelles l'analyse de la végétation, si détaillée fût-elle, ne peut répondre elle seule. Il nous a donc semblé utile de pousser plus loin l'étude des rapports entre le sol et la végétation en utilisant non seulement les méthodes courantes de l'analyse pédologique, mais certaines techniques mises au point à l'Institut de recherches forestières de Zurich (voir ci-dessous, p. 46).

D'autre part, l'étude des Pessières et Pineraies des étages montagnards moyen et supérieur a fait naître tout autant de questions. En voici quelques-unes: quel est le déterminisme des groupements d'épicéas rabougris ou de pins de montagne nains qui occupent des emplacements bien définis au versant nord (Bettlacherberg, Creux du Van, Mont d'Or, Crêt de la Neige) et que Schwarz (op. cit.) considère simplement comme un stade pionnier dans l'évolution de la forêt? Pour quelles raisons une Pessière à Sphaignes remplace-t-elle la Hêtraie à Sapin ou la Hêtraie à Erable sur les roches mères marneuses? Dans la genèse d'un groupement acidophile du Haut-Jura, quelles sont les parts respectives du climat et de la roche mère? Par quel concours de facteurs écologiques peut-on rencontrer sur

un éboulis de blocs calcaires une épaisse couche d'humus brut tourbeux sur laquelle végètent des sphaignes et toute une florule acidophile, alors qu'à quelques dizaines de mètres on trouve le cortège des plantes calcicoles habituel au Jura? Dans quelle mesure existe-t-il vraiment dans le Jura des groupements de transition entre la végétation neutrophile du Fagion et celle, acidophile, du Vaccinio-Piceion? Peut-on déceler une évolution dans le sens d'une acidophilie croissante à la suite d'interventions humaines telles que le pacage ou certains traitements forestiers? Quel est le groupement forestier, formant dans le Jura la limite naturelle ou climatique de la forêt? Les sommets les plus élevés du Jura atteignent-ils l'étage subalpin?

Pour aborder tant de problèmes, il fallait non seulement définir avec le plus grand soin chaque type de station (voir sous méthodes, p. 11), mais aussi procéder à de nombreuses comparaisons, d'une part entre groupements identiques d'un bout à l'autre de la chaîne du Jura, d'autre part entre groupements semblables ou vicariants appartenant aux régions voisines du Jura (Plateau suisse, Préalpes, Forêt-Noire, Vosges), ce que nous avons fait au cours de nombreuses excursions et séjours d'études. En outre, afin d'essayer de résoudre certains problèmes particuliers, nous avons procédé à des mesures microclimatiques et à de nombreux sondages pédologiques (voir sous méthodes, p. 13-15).

Enfin, parvenus à la phase d'interprétation de nos résultats, nous avons été amené à repenser certaines notions théoriques qui nous semblaient acquises et en quelque sorte familières, comme celles de succession et de climax (voir p. 157).

MÉTHODES

Nous distinguerons des méthodes générales et des méthodes spéciales:

A. Méthodes générales

a) *Analyse de la végétation.* — Les méthodes d'étude de la végétation ne manquent pas [6]. Celles qui, dans notre pays, ont été utilisées avec le plus de succès par le plus grand nombre de chercheurs sont au nombre de deux: a) la méthode dite zuricho-montpelliéraine ou méthode floristique-statistique de J. Braun-Blanquet, b) la méthode phytocoenologique de E. Schmid ou méthode des ceintures de végétation et des phytocénoses [7].

A moins qu'on se propose d'essayer une nouvelle technique, le choix de la méthode est dicté par la nature de l'objet et par le but qu'on se propose.

---

[6] Kuoch (1957) donne une bonne vue d'ensemble des différentes écoles européennes: E. Schmid, Zurich, Du Rietz, Upsala, Braun-Blanquet, Zurich-Montpellier, Aichinger, Vienne.

[7] Ces méthodes sont trop connues pour qu'il soit nécessaire de les présenter. Le lecteur pourra se renseigner dans les ouvrages suivants: Schmid (1941), Etter (1943), Braun-Blanquet (1951), Leibundgut (1951), Moor (1952), Schwarz (1955), Kuoch (1957).

La nécessité de pousser très loin l'analyse des relations entre le milieu et la végétation, l'étendue relativement faible du territoire envisagé [8] nous incitèrent à choisir la méthode de J. Braun-Blanquet. L'emploi de celle-ci permet, en effet, de définir sans grande difficulté — au moyen par exemple des espèces différentielles — le caractère propre des plus petites unités de végétation, telles que les sous-associations. Or, ce sont ces petites unités qui sont les plus importantes pour le forestier. Nous avons montré ailleurs (Richard 1956) à quel point les sous-associations de l'Abieti-Fagetum correspondent à des milieux de potentialité et de productivité différentes et combien il importait que le praticien des dinstinguât les unes des autres.

Si la méthode d'E. Schmid se prête particulièrement bien à des comparaisons avec des contrées éloignées, elle nous a paru moins appropriée à l'appréciation de différences écologiques parfois très fines. Comme le dit Schwarz (1955, p. 85), «la méthode phytocénologique rend possible la comparaison écologique et physionomique de végétations appartenant à une même ceinture et répandues dans toute la zone tempérée» ... «elle permet d'élever le regard, au-dessus des conditions locales, vers les affinités qu'offre, à travers le monde entier, notre végétation locale» [9]. Incontestablement cette méthode a été faite avant tout pour la description de vastes ensembles et c'est pourquoi elle a fait ses preuves dans la cartographie à petite échelle. Par contre, la méthode de Braun-Blanquet est la technique de choix pour la cartographie à grande échelle. C'est elle que nous utilisons dans l'établissement de la carte phytosociologique des forêts du canton de Neuchâtel (J.-L. Richard, non publié). Cela ne signifie pas que la méthode zuricho-montpelliéraine ne permette pas la comparaison entre deux végétations quelque peu éloignées, par exemple entre la couverture végétale des Tatra, des Alpes et des Pyrénées. Le parallèle que Braun-Blanquet (1930) établit entre Alpes centrales et Tatra, sa récente étude de la végétation des Pyrénées orientales (1948) montrent clairement que son système des groupements végétaux rend possibles et fructueuses de telles comparaisons. Certaines associations, en effet, se retrouvent identiques dans des contrées éloignées, d'autres sont remplacées par des groupements vicariants.

Le seul reproche qu'on puisse adresser à la méthode zuricho-montpelliéraine est que, placée entre les mains d'auteurs trop préoccupés par les conditions locales, elle favorise à tel point la description de groupements «nouveaux» qu'une certaine confusion s'ensuit. Cette «hyperproduction» d'associations rappelle l'époque où chaque auteur, dans sa région, décrivait des espèces phanérogamiques nouvelles sans se préoccuper de savoir si on ne les avait pas rencontrées ailleurs. Mais s'il a fallu deux siècles aux taxinomistes pour parvenir à une subordination raisonnable des taxa [10], les phytosociologues auront mis moins de temps à sortir de la période du «chaos analytique». Déjà se dessinent de vastes synthèses, comme le Prodrome des groupements végétaux de Braun-Blanquet et collaborateurs (1933-1940) et de grandes études régionales comme celles d'Oberdorfer (1957) et de Tüxen (en particulier 1955).

Il n'en reste pas moins vrai que les phytosociologues devraient y regarder à deux fois avant de décrire des associations nouvelles dont les différences par rapport à celles déjà connues sont parfois insignifiantes. Nous nous sommes efforcé d'éviter cet écueil et c'est pourquoi nous avons tenu à visiter nous-même, toutes les fois que cela fut possible, les groupements qui, d'après la bibliographie, présentaient une analogie évidente avec les nôtres. Le même souci de ne pas égarer le praticien dans une nomenclature de plus en

---

[8] Jura central et genevois principalement, avec quelques études dans le Jura occidental (division au sens de Briquet [1891]).

[9] En allemand dans le texte, c'est nous qui traduisons.

[10] Il reste encore beaucoup à faire dans ce domaine. Pour prendre un exemple dans la flore suisse, il n'est pas encore possible, dans tous les cas, d'apprécier le degré de ressemblance entre les sippes alpines et les sippes arctiques.

plus chargée et embrouillée nous a incité à proposer le moins possible d'unités nouvelles. Car autant il importe de distinguer, dans un territoire donné, les groupements qui correspondent à des stations différentes, autant il est utile, nous semble-t-il, de pouvoir comparer, au-delà des frontières politiques, des associations identiques ou tout au moins vicariantes.

Pour la technique des relevés de végétation, nous renvoyons le lecteur aux ouvrages spécialisés: Braun-Blanquet (1951), Etter (1943), Moor (1952).

Les tableaux de végétation annexés à ce mémoire sont la base de notre travail. Leur connaissance est indispensable pour acquérir une idée de la composition et de l'amplitude de variation des unités de végétation que nous avons étudiées. Afin de mettre en valeur certains traits caractéristiques de l'association, nous n'avons pas ordonné les relevés de végétation selon les mêmes principes dans tous les tableaux; ainsi, c'est tantôt l'altitude, tantôt l'écologie, tantôt la distribution géographique qui présidèrent à la disposition des relevés. D'autre part, nous n'avons pas pu assigner à toutes les espèces la valeur qui leur était attribuée par d'autres auteurs: au point de vue écologique, parce que le comportement de la plupart des espèces varie selon la région envisagée, au point de vue systématique, parce qu'il nous est arrivé de concevoir les unités de végétation d'une façon plus étroite que ce ne fut le cas jusqu'ici.

Au sujet de la terminologie phytosociologique, nous devons faire observer ici que certaines règles devraient être observées plus strictement: le suffixe *-etum* doit suivre la racine du nom latin d'un genre représentatif de l'association, par exemple *Fag -etum*. Mais comme la plupart des plantes représentatives font partie de plusieurs associations, on est presque toujours obligé d'avoir recours à une seconde espèce (différentielle) pour préciser le nom de l'association: le nom de genre de cette espèce différentielle précède celui du genre principal, auquel il est relié par une voyelle de conjonction (non par le suffixe *-eto*!), par exemple Luzul**o**-Fagetum, et non pas Luzuleto-Fagetum. Cette voyelle de conjonction varie selon la déclinaison du nom qu'elle accompagne: c'est *o* pour les 1re et 2me déclinaisons latines *(Luzula, Lathyrus)*, tandis que c'est *i* pour la 3me déclinaison *(Abies, Carex, Acer)*. C'est la raison pour laquelle il faut dire *Luzul**o**-Fagetum*, mais *Abiet**i**-Fagetum*. Nous pensons que ces détails doivent être mis au point pour que le lecteur comprenne les raisons de certaines métamorphoses dans la nomenclature.

Sur le concept même d'association et sur les limites qu'il convient de lui assigner, les opinions des auteurs divergent quelque peu. Selon Braun-Blanquet (1951), l'association est l'unité fondamentale de végétation; elle a une signification floristique, écologique, dynamico-génétique et géographique. C'est une unité abstraite correspondant en quelque sorte à l'espèce en taxinomie. L'association correspond à l'abstraction d'un certain nombre de peuplements isolés homogènes dont le spectre floristique se reproduit, avec une certaine fidélité, chaque fois que des conditions identiques de milieu se retrouvent. Les associations sont individualisées avant tout par des espèces caractéristiques qui ont leur optimum dans l'association. Etter (1943) appelle association un groupement possédant au moins une espèce caractéristique. Kuoch (1954) par contre, constatant que les associations climaciques manquent souvent d'espèces caractéristiques, admet qu'une association peut être définie par un certain nombre d'espèces différentielles. A ce critère s'ajoute très souvent le comportement caractéristique d'une espèce importante au point de vue synécologique, par exemple d'un arbre. Enfin, dans les cas les plus favorables, l'association offre des espèces caractéristiques au sens strict du terme.

Le point de vue de Kuoch, qui nous parait refléter fort bien l'état de nos connaissances actuelles, revient à donner aux arbres et à leur comportement (port, type de ramification, âge maximum, etc.) dans les groupements forestiers une place prépondérante. Les arbres, bien qu'ils soient régis comme les autres espèces de l'association par les conditions stationnelles, exercent sur celles-ci une influence beaucoup plus grande que les

herbes («der Baumbestand hat standortschaffende und in hohem Masse gesellschaftserhaltende Kraft». Kuoch, op. cit., p. 148). En tirant toutes les conséquences de cette manière de faire, on parviendrait peut-être à éviter certains paradoxes de nomenclature que Gaussen (1953) souligne dans un article sur la «Hêtraie sans hêtre» [11].

Certes, les espèces caractéristiques gardent toute leur importance; et, par espèces caractéristiques il faut entendre, selon Braun-Blanquet (1951), non seulement les espèces linnéennes, mais les écotypes, les races dont la fidélité à tel groupement stationnel est souvent très grande, parce qu'elles y rencontrent des conditions optimales. Les recherches récentes de Favarger (1959) ont montré tout le parti que les phytosociologues pouvaient tirer des résultats de la cytotaxinomie. Ainsi, dans l'espèce collective *Chrysanthemum Leucanthemum L.* qui figure à titre de compagne sur de nombreux relevés d'associations très diverses, il faut distinguer une «race» diploïde, une race tetraploïde et une race hexaploïde. Tandis que da deuxième est caractéristique des prairies fauchées et grasses (Arrhenatheretalia), seule l'hexaploïde se rencontre dans le stade pionnier de la Hêtraie à Seslérie et d'autres groupements apparentés sur les pentes rocailleuses et les éboulis du Jura.

Les groupements du Vaccinio-Piceion que nous avons distingués dans le Jura en les considérant comme associations, ne possèdent pas tous des espèces caractéristiques. (Par exemple l'Asplenio-Piceetum n'en a pas.) Par contre elles offrent toutes une constellation absolument typique de différentielles d'associations. Cette absence de caractéristiques peut paraître étonnante lorsqu'on songe que ces groupements sont tous très spécialisés, tandis que les associations sans espèces caractéristiques étudiées par Kuoch étaient pour la plupart climaciques. Il saute aux yeux (et Kuoch l'a fort bien exprimé) que les associations spécialisées ne manquent jamais d'espèces sténoïques qui leur sont inféodées. Cette contradiction disparaît si l'on songe que les groupements du Vaccinio-Piceion que nous avons étudiés sont très proches les uns des autres. C'est l'ensemble de ces associations qui fait figure, dans le Jura, de végétation spécialisée. Or les caractéristiques d'alliance sont toujours fort bien représentées dans toutes ces associations.

Bien que très apparentées, nos associations n'en ont pas moins chacune leurs caractères propres qui apparaissent non seulement dans le cortège des différentielles, mais aussi dans le port et le comportement des arbres. Par exemple l'aspect et le port de l'épicéa dans le Sphagno-Piceetum (fût souvent oblique, à base incurvée) n'est pas le même que dans l'Asplenio-Piceetum (fût rectiligne et vertical, houppier souvent ciergiforme, rameaux fins et pendants) ou dans le faciès à épicéa du Lycopodio-Mugetum (arbres rabougris et tordus). En insistant, à la suite de Moor et de Kuoch, sur le comportement des arbres dans une association, nous prétendons non seulement tenir compte d'une importante réalité, mais aussi combler dans une certaine mesure le fossé qui sépare l'école de Braun-Blanquet et celle de Schmid, ce dernier attachant une grande importance à la structure des associations.

b) *Pédologie.* — Dans chaque milieu nous avons creusé un certain nombre de profils de sols dont nous avons décrit le plus représentatif. Les signes conventionnels sont ceux qui sont utilisés par l'Institut fédéral de recherches forestières de Zurich et que nous reproduisons à la page 14. La nomenclature pédologique se rapproche autant que possible de celle de nos collègues français [12] (Duchaufour 1956-57, Plaisance 1958).

---

[11] A vrai dire, certaines des «Hêtraies sans hêtre» que vise Gaussen sont effectivement des Hêtraies dont le hêtre a été extirpé par l'homme ou le bétail au profit de l'épicéa.

[12] Lors de la rédaction de notre étude, nous n'avions pas encore connaissance du dernier ouvrage de Duchaufour (1960).

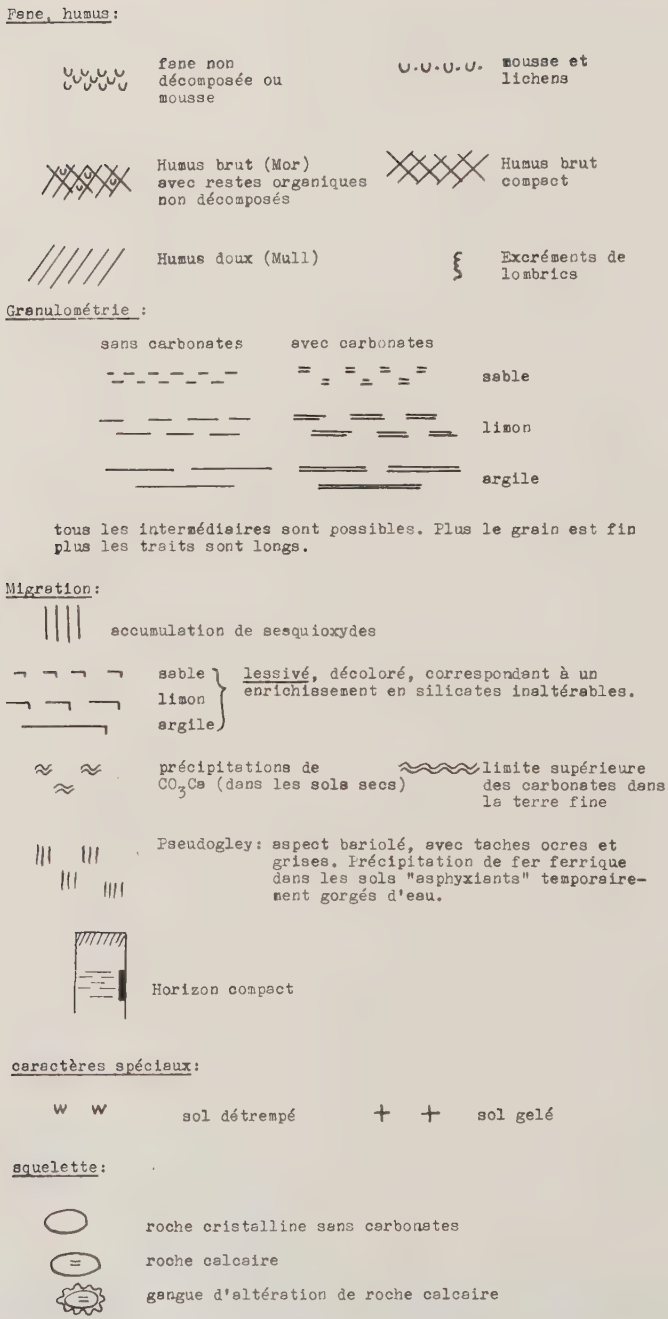


Fig. 1. Signes conventionnels pour la description morphologique des profils de sols

Les analyses de pH furent toutes exécutées en laboratoire, à l'aide du potentiomètre à électrode de verre, sur terre fine préalablement séchée au four, passée au tamis de 1 mm et additionnée d'eau distillée à raison de 10 gr pour 4 gr de sol.

Pour les dosages de carbonates (calcaire total) nous avons utilisé un calcimètre Bernard. Ces dosages sont donc approximatifs. Leur précision toutefois nous a paru suffisante pour les renseignements que nous désirions obtenir.

B. Méthodes spéciales

Comme nous l'avons relevé plus haut (chap. 2), l'analyse de la végétation et de ses rapports avec la roche mère nous a conduit à nous poser un certain nombre de problèmes particuliers. Pour les résoudre, l'étude des profils de sols nous a paru insuffisante. Nous avons eu recours alors à des techniques spéciales. La simple observation conduit à penser que le Melampyro-Fagetum qui croît sur les moraines riches en éléments silicieux diffère principalement du Carici-Fagetum caricetosum montanae des moraines calcaires, par le régime hydrique du sol. Il importait de vérifier cette hypothèse au moyen des méthodes mises au point à l'Institut fédéral de Recherches forestières sous la direction de F. Richard. Ces techniques seront décrites au chapitre V p. 49.

D'autre part, le Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae se distingue de toutes les autres associations du Vaccinio-Piceion à la fois par sa composition floristique et par l'aspect particulier des arbres. Pensant que le climat du sol était le facteur écologique principal déterminant ce groupement, nous avons été amené à faire des mesures continues de température du sol. La méthode employée sera exposée à la page 101.

LE DOMAINE ÉTUDIÉ

Une description d'ensemble des caractères géographiques généraux du Jura ferait double emploi avec d'autres publications mieux documentées. C'est pourquoi nous nous bornerons à relever quelques points importants se rapportant à notre étude, en renvoyant le lecteur, pour le reste, aux ouvrages spécialisés [13].

Le domaine des chaînes et des plateaux jurassiens a la forme d'un large croissant effilé aux deux extrémités, de 350 km de longueur et de 70 km de largeur au centre. Au sud, il s'appuie au massif de la Grande-Chartreuse, dans la vallée de l'Isère; son extrémité septentrionale jouxte à la plaine d'Alsace et pénètre dans le Plateau suisse au-delà de la Limmat. Les chaînes les plus élevées se dressent en lisière sud-est et culminent au Crêt de la Neige à 1717,6 m [14], pour s'abaisser progressivement au nord-ouest vers les plateaux et les collines du Jura bisontin et aboutir aux Plaines de Bourgogne et du Montbéliard. Le Jura a été divisé en plusieurs sous-districts physogéographiques par Briquet (1891) et Magnin (1893) dont nous adopterons les points de vue. Ces auteurs distinguent le Jura méridional (sous-district du Bugey de Briquet), le Jura occi-

---

[13] Gutersohn (1958) vient de publier un ouvrage très complet sur la géographie du Jura.
[14] Carte nationale de la Suisse, feuille 1280, 1957.

dental, le Jura genevois (Jura austrooriental de MAGNIN), le Jura central et le Jura septentrional. Nous n'avons pas à nous prononcer pour le moment sur le bien-fondé de cette division classique que certaines recherches modernes paraissent appuyer (voir FAVARGER, RICHARD et DUCKERT, 1959).

Comme nous venons de l'exposer, les groupements d'espèces acidophiles représentent en quelque sorte un corps étranger dans le Jura qui est formé essentiellement de sédiments calcaires. Ces sédiments appartiennent pour la plupart au Jurassique supérieur et au Crétacé. En examinant la carte géologique du Jura, on voit que les calcaires durs dominent manifestement et que les sédiments plus riches en silice, comme les marnes argoviennes et séquaniennes, les argiles à chailles de l'Oxfordien supérieur, les moraines alpines ou les dépôts de Loess [15] n'occupent que de petites surfaces. De plus, les roches mères de la seconde catégorie qui sont relativement riches en silice, donnent naissance à des sols meubles, bien approvisionnés en eau, qui sont occupés de préférence par des cultures agricoles, tandis que la forêt reste en général confinée sur les sols rocheux et filtrants. C'est ce qui explique l'étendue relativement faible des sols acides en nature de forêt. Il existe cependant des groupements forestiers acidophiles sur calcaires presque purs[16]; ce sont évidemment ceux-là qui offrent la situation la plus paradoxale et dont le déterminisme est le plus difficile à expliquer.

Le Jura est soumis d'une part à l'influence des vents humides venant de l'Atlantique (en particulier pendant la période de végétation), d'autre part à celles des anticyclones continentaux qui régissent les périodes hivernales d'interversion de température. Cependant, l'influence océanique est prédominante, de sorte que les courants d'ouest se déchargent de leur humidité en s'élevant au contact du versant occidental, ce qui explique l'inégale répartition des précipitations sur les deux versants du Jura. Ce sont les hautes chaînes du sud-ouest qui reçoivent les précipitations les plus abondantes. D'après la carte pluviométrique de la Suisse (UTTINGER, 1949), le Grand Crêt d'Eau (1623 m), le Reculet - le Crêt de la Neige (1717 m), le Risoux (1200-1400 m), le Mont Tendre (1679 m) reçoivent plus de 2000 mm de précipitations annuelles, tandis que le pied SE du Jura n'en reçoit que 1000-1100 mm. A altitude égale, les précipitations diminuent d'W en E et du SW au NE. Ces indications basées sur quelques stations pluviométriques et interpolées pour le reste du territoire, ne peuvent pas tenir compte de certaines conditions locales qui nous intéressent tout spécialement. C'est pourquoi nous avons demandé à M. l'Inspecteur général des Eaux et Forêts LACHAUSSÉE de nous communiquer les résultats des

[15] Nous n'avons pas étudié systématiquement les forêts qu'on rencontre en Ajoie et dans le Montbéliard, sur les dépôts de Loess.

[16] Contenant 95 % de carbonate de calcium au moins.

observations pluviométrique faites à son instigation au centre d'importantes forêts. Il nous semble particulièrement intéressant de faire connaître ces valeurs qui complètent efficacement les renseignements qu'on peut tirer de stations situées pour la plupart dans des localités et au fond des vallées.

Précipitations annuelles moyennes enregistrées à l'aide de pluviomètres totalisateurs dans le Haut-Jura français

Haute-Joux 1110 m (territoire d'Arsure-Arsurette) oct. 1932 - nov. 1939 nov. 1948 - oct. 1958	*Le Risoux* 1190 m (territoire des Rousses) nov. 1948 - oct. 1958	*Le Risol* 1350 m (territoire de Mouthe) oct. 1934 - nov. 1939	*Le Massacre* 1390 m (territoire de Lajoux) nov. 1948 - oct. 1958
1846 mm	2019 mm [17]	2120 mm	2346 mm

Selon Maurer, Billwiller et Hess (1909), la température moyenne oscille entre 8,5 ° C et 9 ° C au pied du Jura (Soleure: 8,5, Neuchâtel: 8,9, Valeyres-sous-Rances: 8,8), tandis qu'elle s'abaisse jusqu'à moins de 5 ° C dans certaines hautes-vallées fermées (La Brévine: 4,5, Le Sentier: 4,8).

Quantin (1958) caractérise, dans ses grandes lignes et avec concision, les climats régionaux du Jura et leur influence sur la végétation. Nous renvoyons le lecteur à cette publication, de même qu'à celles de Gutersohn (1958) et de Kranck et Favarger (1948). Spinner (1932) relève plus particulièrement le climat du Haut-Jura neuchâtelois, représentatif des hautes vallées aux hivers rigoureux. Moor (1952) attribue à chaque étage altitudinal une association forestière climacique et précise que l'étage montagnard, avec ses groupements climaciques du Fagion, couvre la totalité du Jura puisque le climat général seul n'y détermine pas un véritable étage des conifères. Kuoch (1954), par contre, attribue l'Aceri-Fagetum, dans le Jura comme dans les Préalpes, à l'étage subalpin. Nous prendrons position à ce sujet dans la seconde partie de notre étude (voir p. 126).

Nous avons effectué de nombreuses excursions, tant dans le Jura suisse que dans le Jura français, car nous pensons qu'il est essentiel de connaître un domaine dans son ensemble avant de décrire une de ses parties. Le Jura, en effet, est une unité géographique où le naturaliste doit s'efforcer de faire abstraction des frontières politiques artificielles. Les stations que nous avons étudiées se répartissent dans le territoire compris entre les points suivants: Genève, Le Reculet, Lons-le-Saunier, Besançon, Baume-les-Dames, Saint Hippolyte, Moutier, le Weissenstein, Soleure, les lacs de Bienne et Neuchâtel, Orbe, Cossonay, Nyon, Genève. Les régions que nous connaissons le mieux sont :

[17] Valeur trop faible: au cours de trois hivers, la neige, dont l'épaisseur dépassa 3 m, a bouché l'ouverture du pluviomètre!

les environs de Neuchâtel (500-900 m d'altitude)
la Montagne de Boudry, versants S et N (500-1400 m)
le Creux du Van (1000-1400 m)
le Bois du Veau - la Cornée sur La Brévine (1200 m)
le Crêt de la Neige (1500-1717 m)

La localisation des stations étudiées figure, dans les grandes lignes, dans la carte ci-dessous.

Fig. 2. Le domaine étudié

V. PLAN DU TRAVAIL

Dans la première partie, nous étudierons les Hêtraies et Chênaies acidophiles des moraines du pied du Jura suisse en les comparant à celles du versant français. La seconde partie sera consacrée à l'analyse des forêts acidophiles de conifères du Haut-Jura central et genevois.

Dans chacune des deux parties, nous choisirons un cas précis dans lequel nous mettrons en rapport la productivité du milieu avec les facteurs écologiques.

Enfin, après avoir résumé nos résultats sur le triple plan floristique, pédologique-écologique et sylvicole, nous soumettrons à la critique l'opinion de quelques auteurs ayant étudié des groupements comparables aux nôtres, et nous exposerons notre point de vue en particulier sur la dynamique de la végétation, le climax et les étages de végétation.

VI. REMERCIEMENTS

Ce travail fut exécuté à l'Institut de Botanique de l'Université de Neuchâtel, sous la direction du Prof. C. Favarger qui a toujours su nous encourager et s'est dépensé sans compter, notamment en collaborant activement à la phase d'interprétation des résultats. Nous l'en remercions chaleureusement. M. le Dr Moor nous a proposé le sujet de notre thèse. A l'occasion de nombreuses excursions au Creux du Van et ailleurs, il a su développer notre sens pour la phytosociologie; il nous a toujours consacré son temps et conseillé avec une parfaite compétence.

Avec l'appui de MM. P. E. Farron, inspecteur cantonal des forêts, et J.-L. Barrelet, chef du Département neuchâtelois de l'Agriculture, nous avons pu accomplir une grande partie de ce travail dans le cadre de nos occupations professionnelles, grâce au fonds cantonal de recherches forestières. M. le Dr W. Lüdi a bien voulu faciliter nos excursions en dehors du canton de Neuchâtel en obtenant pour nous des subsides de la commission phytogéographique de la Société helvétique des Sciences naturelles. A ces personnalités, nous apportons l'hommage de notre vive gratitude.

Nous remercions le Prof. Kurth qui nous a accueilli à l'Institut fédéral de recherches forestières de Birmensdorf, M. le Dr F. Richard qui nous a conseillé et accompagné sur le terrain et qui a dirigé nos analyses pédologiques dans son laboratoire, et M. E. Müller, garde forestier, qui nous a aidé à faire les prélèvements et nous a assisté au laboratoire.

Le Prof. Duchaufour de la station de recherches forestières de Nancy nous a également accompagné en excursions avec ses collaborateurs, MM. Bartoli, Jacamon et Bonneau. Il a bien voulu faire exécuter cer-

taines analyses pédologiques par son laboratoire et nous a fait profiter de sa grande expérience. Le Prof. Millot et Mme Camez, du laboratoire de Géologie et Paléontologie de l'Université de Strasbourg, ont exécuté pour nous l'étude des minéraux argileux d'un profil de sol.

MM. Ed. Frey, H. Huber, Fr. Ochsner ont bien voulu déterminer pour nous des échantillons de lichens, sphaignes et autres mousses. MM. R. Bach, H. K. Frehner, W. Hirzel, R. Kuoch, O. J. Lenz, J. P. Portmann, H. K. Richle, Ed. Thommen nous ont prodigué leurs conseils.

Enfin, de nombreux collègues, inspecteurs forestiers praticiens, nous ont dirigé dans leurs inspections et nous ont fait part de leurs expériences: M. l'Inspecteur général E. Lachaussee, alors conservateur des forêts du Jura, MM. R. Schaeffer à Besançon, G. Jacquot à Montbéliard, Goux à Pontarlier, L. Bourgenot à Lons-le-Saunier, P. Meyer à Langenthal, J. Peter à Bevaix, Rieben à Vallorbe, Borel et Robert au Brassus.

PREMIÈRE PARTIE

Les forêts acidophiles des lisières du massif

APERÇU GÉNÉRAL

La première tâche qui s'imposait à nous était de circonscrire le plus exactement possible ces groupements et de les différencier des associations calcicoles avec lesquelles ils voisinent. Or les forêts acidophiles de basse et moyenne altitude possèdent toutes le même groupe écologique d'espèces préférant ou tolérant des sols acides à sable de quartz et à Moder, à savoir:

Luzula luzuloides
Luzula nivea
Veronica officinalis
Melampyrum pratense

Ce ne sont pas des espèces d'humus brut comme celles des groupements que nous étudierons en seconde partie (voir p. 79).

Nous décrirons d'abord le Melampyro-Fagetum et le Luzulo-Fagetum en nous efforçant de bien les séparer du Carici-Fagetum. Comme ce dernier n'a pas été étudié d'une manière complète par nos prédécesseurs et comme il présente une sous-association acidophile, nous lui avons consacré une étude spéciale. Ensuite nous décrirons encore le Lathyro-Quercetum. Pour terminer, nous établirons une brève comparaison avec les forêts acidophiles de basse altitude du Jura français.

Toutes ces associations font partie de la classe des Querco-Fagetea, sauf la Chênaie à Bouleau des lisières du Jura français qui se rattache aux Quercetea robori-petraeae.

Puisque tous les groupements décrits en première partie ont en commun le même groupe d'espèces, nous nous demanderons quel sont les facteurs écologiques communs responsables de cette affinité floristique, puis au contraire quels sont les facteurs qui déterminent la cristallisation d'associations indépendantes.

I. MELAMPYRO-FAGETUM

Hêtraie à Melampyre. Wachtelweizen-Buchenwald

Les Hêtraies acidophiles au sens large (Melampyro-Fagetum et Luzulo-Fagetum) ont été décrites par Tüxen (1937, 1955), Diemont (1938), Oberdorfer (1938, 1950, 1957), Lüdi (1941), Koch (1944), Etter (1947).

Bach (1950) les cite sous le nom de Fagetum luzuletosum et de Abieti-Fagetum luzuletosum. Moor (1952) les signale dans le Jura suisse sans les analyser en détail. L'association est décrite ici pour la première fois dans le Jura.

1. *Physionomie.* — Dans les forêts de ce type qui n'ont pas subi de coupes de taillis récentes ou qui ne sont pas transformées par les plantations d'épicéas, c'est le Hêtre qui domine. Sa vitalité extraordinaire (rappelant celle dont il fait preuve dans le Fagetum typicum) ne permet à aucune autre essence de le concurrencer sérieusement. Il est toutefois plus court et de forme moins élancée que dans le Fagetum typicum; le houppier est arrondi et le port rappelle celui du chêne. Le chêne rouvre est disséminé, notamment dans les stations les plus chaudes. Il arrive même qu'il domine et que le hêtre soit réduit en apparence à jouer un rôle accessoire; comme nous le verrons plus bas (voir p. 23), il ne s'agit pas là de véritables stations de Chênaie (dans l'acception phytosociologique du terme: Querco-Carpinetum ou Lithospermo-Quercetum), mais bien d'un Melampyro-Fagetum où le chêne domine pour des raisons historiques ou culturales. Le sapin fait partie de l'association; il est disséminé partout et s'infiltre entre les houppiers des hêtres ou des chênes pour former localement des peuplements purs, à la faveur d'une intervention culturale; il est parasité par le gui qui déforme le fût et les branches des plus vieux individus et les affaiblit considérablement.

La strate arbustive est excessivement pauvre en buissons. Seul le houx et quelques pieds chétifs de chèvre-feuille résistent à l'étouffement sous les fourrés de hêtre. Ce n'est qu'aux lisières ou dans les peuplements de chêne que les buissons acquièrent quelque importance.

L'aspect de la strate herbacée est dominé par les touffes de Luzules et de myrtilles entremêlées de nombreux pieds de Prenanthe. Les mousses ont plus d'importance que dans le Carici-Fagetum, mais ne recouvrent guère plus de 20 % de la surface du sol.

2. *Composition floristique* (voir tableau de végétation N° 1). — *Fagus silvatica* règne en maître; *Abies Alba* et *Quercus petraea* l'accompagnent. Les différentielles d'association sont des espèces des sols acides à Moder et des stations chaudes. Il s'agit de:

Quercus petraea	*Luzula Forsteri*
Festuca heterophylla	*Pteridium aquilinum* [1]
Melampyrum pratense [1]	*Hieracium sabaudum* [1]
Carex montana	

[1] Ces espèces indiquent une affinité avec les groupements des *Quercetalia robori-petraeae* (Chênaies atlantiques à bouleau).

Par contre, les espèces qui végètent sur l'humus brut sont peu nombreuses et peu fréquentes: *Maianthemum bifolium*, *Pyrola secunda* et *Rhytidiadelphus loreus*. D'autres espèces acidophiles, comme *Luzula luzuloides*, *Luzula nivea*[2], *Veronica officinalis*, *Luzula silvatica*, *Vaccinium Myrtillus*, etc. situent notre association dans la sous-alliance du Luzulo-Fagion.

A l'encontre du Carici-Fagetum ou du Fagetum silvaticae, le Melampyro-Fagetum ne possède que très peu d'espèces caractéristiques de l'alliance du Fagion: seuls *Fagus*, *Abies* et *Prenanthes* font partie de la première classe de constance [3]. *Neottia Nidus-avis* et *Festuca altissima* sont même rares. Par contre les espèces caractéristiques de l'ordre des Fagetalia et de la classe des Querco-Fagetea sont relativement nombreuses.

Bien que le Melampyro-Fagetum ne possède pas d'espèce caractéristique au sens strict (voir p. 12), la présence d'un bon nombre d'espèces différentielles d'association et la composition floristique originale de ce groupement justifient son rang d'association.

Au versant S du Jura, entre 500 et 600 m d'altitude, le chêne rouvre et le hêtre s'accommodent des mêmes terrains morainiques. Si nous comparons la composition floristique des peuplements de chênes (tableau N° 1, relevés 1-6) avec celle des peuplements de hêtre (relevés 7-19 du même tableau), situés dans les mêmes conditions écologiques, nous constaterons:

1. qu'il s'agit de la même association (Melampyro-Fagetum), car il n'y a aucune différence parmi les espèces synécologiques importantes. Les «chênaies» ne se distinguent des «Hêtraies» par aucune espèce du Quercion pubescentis ou des Quercetalia robori-petreae;

2. que la dominance du chêne crée un microclimat rappelant celui d'une lisière: les arbustes de l'association de lisière et les espèces herbacées des clairières sont mieux développées dans les futaies de chênes: *Sorbus Aria*, *Acer campestre*, *Crataegus Oxycantha* et *monogyna*, *Lonicera Xylosteum*, *Rosa arvensis*, *Corylus Avellana*, *Ligustrum vulgare*, *Melampyrum pratense*, *Carex montana*, *Luzula Forsteri*, *Potentilla sterilis*, *Melittis melissophyllum*;

3. que la dominance du hêtre, correspondant à une diminution de la luminosité à l'intérieur de la forêt, se traduit par l'apparition ou du moins par une constance plus élevée de quelques espèces acidophiles ou d'humus brut, comme *Maianthemum bifolium*, *Pyrola secunda*, *Pyrola rotundifolia*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Hylocomium splendens* et *Dicranum scoparium*.

---

[2] *Luzula luzuloides* et *nivea* sont vicariantes régionales dans le Jura: la première à l'est de Romainmôtiers, la seconde à l'ouest de cette localité.

[3] Présents dans 80 % des relevés au moins.

Cette évolution dans le sens d'une acidité croissante [4] semble indiquer une progression vers un état plus stable (climax), comme on l'a observé dans d'autres associations. Du reste, l'infiltration massive du hêtre (voire même du sapin) dans ces «chênaies» parle dans le même sens. Pour conclure, nous pouvons affirmer que les peuplements de chênes rouvres situés sur les moraines de la lisière inférieure du Jura neuchâtelois font partie d'une Hêtraie climacique où le chêne domine pour des raisons culturales ou historiques (voire cependant le Lathyro-Quercetum).

3. *Systématique.* — Notre étude nous a donné l'occasion de nous familiariser avec les Hêtraies acidophiles en général et nous avons été surpris de constater combien de noms différents furent attribués à des groupements en somme très voisins. Nous appuyons la tendance actuelle qui consiste à grouper les Hêtraies acidophiles en une sous-alliance du Luzulo-Fagion Lohmeyer et Tüxen, 1954, mais nous préférerions qu'on limitât à l'essentiel le nombre des associations nouvelles, quitte à distinguer un plus grand nombre de sous-associations ou de faciès.

Dans le Jura, où les Hêtraies du Luzulo-Fagion ont une très large extension altitudinale (500-1100 m), il était logique de distinguer deux associations climaciques vicariantes [5]:

a) un Melampyro-Fagetum correspondant au Carici-Fagetum, et au Fagetum silvaticae;
b) un Luzulo Fagetum correspondant à l'Abieti-Fagetum.

En Suisse, les groupements suivants présentent des analogies avec le Melampyro-Fagetum jurassien:

1. en station sèche: a) certains relevés du Querco-Carpinetum Luzuletosum, Etter, 1943, dans lesquels *Fagus* domine et où *Carex pilosa* figure comme seule espèce caractéristique d'association (du reste, ces relevés ne possèdent pas de bonnes espèces du Fraxino-Carpinion); b) le Melampyro-Fagetum étudié dans le canton d'Argovie par H. K. Frehner (non publié) sur les sols très profondément décarbonatés des moraines du Riss et sur la molasse; c) les Hêtraies des sols silicieux du Tessin étudiées par Lüdi (1941), qui ont aussi certains traits communs avec le Querco-Betuletum;

2. en station plus fraîche: a) la variante à *Luzula luzuloides* du Fagetum maianthemetosum, Etter, 1947; b) à l'étage submontagnard le Carpino-

---

[4] Les pH mesurés varient entre 5,3 et 6,0 dans l'horizon A_1 des peuplements de chênes, entre 4,5 et 5,2 dans le même horizon des futaies pures de hêtres (le nombre des mesures n'est toutefois pas suffisant pour nous permettre de généraliser). Nous avons souvent observé une légère accumulation d'humus brut (produit par la fane de hêtre à décomposition très lente) mêlé de grains de quartz, sur micropodzol.

[5] Il s'agit d'une vicariance verticale, déterminée par la différence du climat général des étages submontagnard et montagnard du Jura. Dans la zone de contact, c'est le climat local qui est le facteur déterminant.

Tableau 1. Melampyro-Fagetum

No du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	Constance %
Altitude m	510	570	625	580	580	680	510	580	610	620	680	700	700	710	710	710	720	740	785	
Exposition	SE	SE	SE	S	SSE	SE	SE	S	SE	S	N	SE	S	S	S	S	S	SSE	E	
Pente %	25	0	5	30	15	30	20	20	0	20	10	30	35	10	10	0	20	10	30	
Recouvrement % Y	90	80	100	90	100	90	95	100	100	100	100	90	100	90	90	80	100	100	95	
Recouvrement % x	25	25	10	30	30	30	10	30	40	30	10	20	20	10	10	20	30	40	80	
Recouvrement % 2	80	50	75	60	50	35	60	30	75	50	10	80	40	80	75	70	40	40	5	
Recouvrement % Y	5	2	10	10	2	2	25	5	10	10	30	20	10	2	80	30	10	2	10	
Surface du relevé m2	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200	500	100	100	200	400	150	200	400	500	
	Dominance artificielle de Quercus						Forêts primaires (1)													
Arbres																				
Fagus silvatica Y	+.1	+.1	+.1	3.2	3.2	3.2	5.5	4.4	5.5	5.5	5.5	5.5	4.3	5.4	4.3	4.4	5.5	5.5	4.3)	
Fagus silvatica x	1.1	1.2	+.1	2.2	1.2	2.2	1.2	3.3	3.3	2.3	1.2	1.1	2.2	2.2	1.2	1.2	2.3	2.3	5.5)	100
Fagus silvatica 2	+.1	+.1	+.1	1.1	1.1	1.1	+.1	1.1	2.1	1.1	1.1	1.1	1.1	+.1	1.1	1.1	2.1	+.1	2.1)	
Quercus petraea Y	5.5	5.5	5.5	4.4	4.3	4.3	+.1	3.2	+.1	1.1	1.1	+.1	2.2	1.1	2.2	+.1	1.1	+.1	+.1)	
Quercus petraea x	-	+.1	-	+.1	+.2	+.1	+.1	-	-	+.1	-	-	-	r	-	-	-	-	-)	100
Quercus petraea 2	2.2	1.1	2.1	2.1	2.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	r	r	r	-)	
Abies alba Y	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	2.1	+.1	+.1	+.1	-	-	1.2)	
Abies alba x	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	(+)	(+)	r	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1)	100
Abies alba 2	-	-	-	r	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	1.1	-	-	1.1	
Prunus avium x	-	+.1	+.1	+.1	+.1	(+)	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	r	-)	74
Prunus avium 2	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	r	r	-	-	-	-	-	r	r)	
Fraxinus excelsior x	-	-	1.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-)	42
Fraxinus excelsior 2	-	-	+.1	r	+.1	-	r	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-	-)	
Sorbus Aria x	+.1	+.1	+.1	-	+.1	(+)	-	-	-	-	-	r	-	r	-	r	-	-	-	42
Acer campestre x	+.1	+.2	-	+.2	+.1	-	-	(+)	+.1	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-)	37
Acer campestre 2	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-)	
Picea Abies Y	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	1.1)	31
Picea Abies x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	+.1	-)	
Picea Abies 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	+.1)	
Sorbus torminalis x	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21
Pinus silvestris Y	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	10
Sorbus aucuparia x	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	10
Carpinus Betulus x	-	-	-	+.1	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
Arbustes																				
Crataegus Oxyacantha	+.1	+.1	+.1	+.1	+.2	+.1	-	+.1	-	(+)	-	-	-	r	-	r	-	r	-	58
Lonicera Xylosteum	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	53
Rosa arvensis	+.1	+.1	+.2	(+)	1.2	+.2	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42
Ilex aquifolium	+.2	-	-	1.2	1.2	-	(+)	+.2	-	+.2	-	-	-	-	+.1	(+)	+.2	2.3	-	53
Crataegus monogyna	r	-	+.1	+.1	+	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	26
Corylus Avellana	-	r	+.1	r	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	26
Ligustrum vulgare	+.1	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	21
Espèces différentielles d'association																				
Quercus petraea	5.5	5.5	5.5	4.4	4.3	4.3	+.1	3.2	+.1	1.1	+.1	+.1	2.2	1.1	2.2	+.1	1.1	+.1	+.1	100
Festuca heterophylla	r	+.1	1.2	r	-	1.2	+.2	+.2	+.2	+.2	r°	2.2	(+)	+.2	+.1	1.2	(+)	r°	-	89
Melampyrum pratense	1.2	+.2	1.2	+.1	+.1	2.1	+.2	+.1	-	-	-	-	+.1	+.2	1.2	-	-	+.1	-	63
Carex montana	2.3	-	2.3	+.2	2.3	+.2	-	-	2.2	-	-	2.2	-	1.2	-	+.2	-	-	-	47
Luzula Forsteri	(+)	-	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	42
Pteridium aquilinum	-	-	-	+.1	+.1	-	(+)	+.1	r	-	-	-	-	-	-	-	r	+.1	-	37
Hieracium sabaudum	+.1	-	+.1	-	-	-	1.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	26
Espèces acidophiles et différentielles du Luzulo-Fagion																				
Luzula luzuloides	+.2	2.3	2.2	3.3	3.4	2.3	2.3	1.2	3.2	+.2	-	4.4	3.3	2.3	1.2	2.2	2.3	2.3	1.3)	100
Luzula nivea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	-	-	-	2-2	-	-	-)	
Veronica officinalis	+.1	-	+.1	+.1	+.2	+.1	r	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	(+)	+.1	79
Luzula silvatica	3.3	1.2	+	1.2	-	-	+.1	1.2	-	3.3	-	-	1.2	1.2	2.2	-	+.1	1.2	1.2	63
Vaccinium Myrtillus	-	+.2	-	+.2	+	1.3	3.4	+.2	-	-	-	-	1.2	3.3	4.4	2.2	-	-	-	47
Maianthemum bifolium	-	-	-	-	-	+.1	+.2	-	2.2	-	-	-	-	1.2	-	1.2	-	1.2	-	31
Carex pilulifera	-	-	-	r	-	-	r°	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	21
Pyrola rotundifolia									1.2											16

Pyrola rotundifolia	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	(+)	-				16
Pyrola secunda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	r	-	-	-	r	-						16
Rhytidiadelphus loreus	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	+.1						16
Espèces caractéristiques d'alliance (Fagion)																									
Prenanthes purpurea	(+)	2.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	1.1	+.1						100
Neottia Nidus-avis	r	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1						26
Festuca altissima	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-						10
Espèces caractéristiques d'ordre (Fagetalia)																									
Asperula odorata	1.2	1.2	+.2	2.2	1.2	+.2	+.2	1.2	1.2	1.2	+.1	+.2	1.2	1.2	-	+.2	2.3	2.2	1.2						95
Catharinea undulata	1.2	1.2	2.3	1.2	+.2	1.2	+.2	1.2	1.2	1.2	+.2	+.2	1.2	+.2	-	1.2	1.2	+.2	1.2						95
Viola silvestris et Riviniana	+.1	+.1	+.1	1.1	-	1.1	-	+.1	+.1	1.1	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	1.1	1.1	+.1						79
Eurhynchium striatum	+.1	+.1	+.2	-	+.2	+.2	-	+.1	+.2	1.2	-	+.2	+.2	1.2	-	-	-	(+)	1.2						68
Phyteuma spicatum	-	1.1	+.1	+.1	+.1	(+)	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-						37
Milium effusum	-	+.2	-	+.1	1.1	-	-	-	+.2	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-						31
Euphorbia dulcis	+.1	+.1	(+)	-	-	(+)	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	r°	-	-						31
Polygonatum multiflorum	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r°	-	-						26
Euphorbia dulcis	-	r	(+)	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						16
Carex silvatica	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	r°	-	-	-	-	-	-	-	-	-						16
Dryopteris Filix-mas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r°	r°	-	-	-	-	+.1						16
Bromus Benekeni	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						10
Espèces caractéristiques de classe (Querco-Fagetea)																									
Poa nemoralis	1.2	+.2	-	1.2	1.2	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	+.2	-	+.2	-	+.2	-	+.1	-						63
Anemone nemorosa	1.2	-	1.2	+.1	1.1	-	-	1.1	2.2	1.1	-	1.1	-	-	-	+.1	1.1	-	-						53
Potentilla sterilis	+.1	+.2	+.2	+.1	+.2	-	-	+.1°	-	+.1	-	-	-	-	-	-	r	-	-						42
Carex digitata	-	-	1.2	-	-	-	-	1.2	1.2	-	r	r	-	-	-	1.1	-	-	+.1						37
Melittis melissophyllum	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	+.1	-						37
Lathyrus vernus	+.1	1.1	+.1	-	-	+.1	-	-	(+)	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-						37
Melica uniflora	3.3	-	3.3	-	-	-	-	3.3	-.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						37
Convallaria majalis	-	-	1.2	-	-	-	r	-	+.1	-	-	-	-	-	-	1.1	-	-	-						21
Hepatica nobilis	1.2	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-						16
Epipactis latifolia	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	+.1						16
Compagnes																									
a) espèces herbacées																									
Hieracium murorum	1.1	+.1	2.1	1.1	+.2	1.1	+.1	2.1	1.1	-	(+)	2.2	r	+.1	1.1	+.1	-	+.1	+.1						89
Hedera helix	+.2	+.2	+.1	+.2	1.2	1.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.2	+.1	-	+.1	+.2	-	-						84
Luzula pilosa	-	-	2.1	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1	1.1	-	+.1	1.1	-	+.2	+.1	1.1	1.2	+.1	-						74
Ajuga reptans	-	+.1	+.1	1.1	1.2	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	+.1	-	+.1	r	+.1	+.1						68
Veronica Chamaedrys	+.1	+ 1	1.2	r	+.1	+.1	-	+.1	1.1	+.2	-	1.1	-	1.1	-	1.1	-	-	+.2						68
Vicia sepium	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	(+)	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	r						58
Platanthera bifolia	(+)	+.1	-	r	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	(+)	-	-	-	-	r	+.1						53
Solidago Virga-aurea	+.1	+.1	-	+.1	+.1	(+)	+.1	+.1	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	-						53
Fragaria vesca	+.1	-	+.2	+.1	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1						42
Rubus sp.	-	+.1	+.1	-	1.2	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	+.1						42
Oxalis acetosella	-	+.2	-	-	-	-	-	1.2	-	+.1	-	-	-	+.2	-	+.2	1.2	1.2	-						37
Primula vulgaris	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	+.1	-	r	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-						31
Carex flacca	+.2	-	-	+.2	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1						26
Anthoxanthum odoratum	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-						16
Cibercita muralis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r°	-	-	-	-	-	+.1						10
Teucrium Scorodonia	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						10
b) mousses																									
Polytrichum attenuatum	1.2	-	+.2	+.2	+.3	-	2.3	1.2	2.2	1.2	+.2	2.3	1.2	1.2	+.2	1.2	+.2	+.3	1.2						89
Hypnum cupressiforme	+.2	+.2	+.2	+.1	+.2	-	+.2	+.1	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	-	+.2	+.2	1.2						89
Rhytidiadelphus triquetr.	+.1	+.1	+.1	+.2	+.2	-	2.3	+.2	1.2	+	2.3	-	+.1	+.2	3.3	2.2	-	+.1	+.2						79
Dicranum scoparium	+.2	-	-	+.2	-	+.2	+.2	+.2	+.1	+.2	+.2	1.2	+.2	+.2	1.2	+.2	-	+.2	+.2						79
Hylocomium splendens	-	-	+.2	-	-	-	1.2	+.1	-	-	+.1	-	+.1	+.2	3.4	+.1	-	-	+.2						47
Brachythecium velutinum	+.2	-	1.2	+.2	-	-	-	-	-	+.2	-	+.2	-	-	-	-	+.2	-	-						31
Thuidium tamariscifolium	+.2	-	+.2	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.2	-	+.2	-	-	-	-	-						26
Scleropodium purum	+.2	-	-	-	-	+.1	-	-	+.2	-	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-						21
Plagiochila asplenioides	-	+.1	-	+.2	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						16
Mnium undulatum	-	+.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						10

(1) dont la composition est peu influencée par le traitement.

Espèces ne figurant pas au tableau (accidentelles):

No 2: Ribes alpinum. No 3: Viburnum lantana, Buxus sempervirens, Prunus spinosa. No 4: Luzula Forsteri x pilosa, Luzula campestris. No 5: Viburnum Opulus, Agrostis capillaris. Lathyrus niger. No. 7: Castanea vesca (arbuste), Polypodium vulgare. No 9: Melica nutans, Camptothecium lutescens. No 12: Dactylis glomerata. No 15: Vaccinium Vitis-idaea, Calluna vulgaris, Orchis maculata, Leucobryum glaucum, Isothecium viviparum, Pleurozium Scheberi, Polytrichum juniperinum, Cladonia furcata. No 16: Betula verrucosa (arbre), Galium silvaticum, Lathyrus montanus, Lonicera nigra. No 17: Athyrium Filix-femina. No 18: Cephalanthera longifolia, Scrophularia nodosa, No 19: Ranunculus nemorosus, Hypericum sp.

Fagetum, Frehner (n. p.); c) à l'étage montagnard inférieur, le Milio-Fagetum, Frehner (n. p.). Nous avons visité personnellement les stations étudiées par H. K. Frehner pour nous rendre compte des conditions locales.

Dans les Vosges, la Hêtraie acidophile sur sol brun lessivé (ou à Moder, types N°s 1 et 2 de Jacamon et Mormiche, 1958) correspond à notre Melampyro-Fagetum. Nous avons visité une forêt de ce type sur le versant occidental des Vosges (Forêt de Tendon) vers 600 m d'altitude; du fait de la composition de la roche mère (granit), le cortège floristique est encore appauvri et les espèces mésophiles des Fagetalia disparaissent; par contre *Deschampsia flexuosa*, qui n'existe pas dans nos Hêtraies jurassiennes, y est abondant.

Il est prématuré d'établir maintenant déjà la systématique des forêts acidophiles de l'étage submontagnard, car il reste beaucoup à faire, en particulier sur le Plateau suisse, pour bien connaître la zone de contact entre Fraxino-Carpinion et Fagion, ou plus exactement entre Carpino-Quercion [6] et Luzulo-Fagion.

4. *Sol.* — Etant donné que les différences entre les sols du Melampyro-Fagetum et ceux du Luzulo-Fagetum ne dépassent pas l'amplitude de variation observée dans le cadre de l'un de ces deux groupements, nous avons jugé suffisant de décrire un profil représentatif pour les deux associations vicariantes (voir sous Luzulo-Fagetum, p. 33).

Le sol du Melampyro-Fagetum est un sol brun lessivé très acide, profondément décarbonaté, lehmeux-sableux, de profondeur physiologique moyenne et relativement pauvre en squelette. La roche mère est une moraine mixte contenant environ 50 % de matériel alpin et 50 % de calcaires jurassiens (au total 25 à 30 % de roches cristallines).

Nous avons examiné l'enracinement de quelques essences, en station de Melampyro-Fagetum. Bien que le nombre des observations ne permette pas de généraliser, il nous a semblé intéressant d'en donner ici un bref compte rendu:

Sapin blanc. — Pas de pivot central; plusieurs pivots secondaires s'enfonçant jusqu'au contact avec l'horizon C. Les racines principales sont réparties assez régulièrement dans les horizons A_2 et B, les racines secondaires essentiellement en A_2. Aucune racine ne pénètre profondément en C.

Epicéa. — La plupart des racines principales sont traçantes et localisées en A_1. Une racine principale s'enfonce toutefois jusqu'au fond du

---

[6] Le Fraxino-Carpinion au sens de Tüxen et de Etter comprend des unités dont l'écologie est si différente qu'il vaut peut-être mieux distinguer deux alliances propres: Fraxino-Carpinion s. str. et Alno-Padion (Moor, 1960).

profil. Certaines racines principales s'étendent à la surface même du sol jusqu'à 15 m de la souche. Les racines secondaires sont concentrées à la surface, en A_1 et A_2; elles sont rares en B et quelques-unes apparaissent au contact entre l'horizon B et la roche mère.

Hêtre. — Toutes les racines forment une énorme touffe très fournie. Les racines principales sont très nombreuses, en A_2 surtout; quelques-unes pénètrent dans l'horizon B. Les racines secondaires sont excessivement nombreuses en A_1 et A_2 surtout, plus rares en B; elles s'arrêtent toutes au contact de la roche mère (C).

Chêne rouvre. — Il n'y a pas de pivot. Les racines principales et secondaires s'enfoncent en faisceau dans les horizons A_2 et B. Les racines secondaires sont très abondantes en A_2.

Pin sylvestre. — Toutes les racines forment un faisceau et pénètrent dans tous les horizons, même dans la roche mère très graveleuse. Les racines secondaires sont concentrées principalement en A_2 et en C, jusqu'à plus de 1,40 m de profondeur.

Bien qu'il ne s'agisse pas des mêmes conditions de sols, nous avons eu l'occasion de voir l'enracinement d'un mélèze dans une moraine de fond au Württemberg et de constater combien cette essence utilise toutes les couches du sol et pénètre profondément dans un sol lourd.

5. *Répartition* (voir la localisation de nos relevés p. 29). — Le Melampyro-Fagetum du Jura suisse colonise, en stations sèches au dessous de 700/800 m d'altitude, le terres brunes mûres issues des moraines superficielles du glacier du Rhône, dans son extension de Würm. A sa limite inférieure, il jouxte soit au Lathyro-Quercetum, soit au Querco-Carpinetum luzuletosum, tandis qu'il est remplacé au-dessus de 700/800 m par le Luzulo-Fagetum. Il est localisé au pied du Jura central où il n'en subsiste que des lambeaux, étant donné que la plupart des terrains que ces forêts pourraient coloniser furent défrichés. On rencontre le Melampyro-Fagetum dans la région de Pampigny (Fermens), l'Isle, Moiry, Croy (Bois de Forel), Champagne-Onnens-Bonvillard (Grand-Bois, Bois de Chênes), Vaumarcus-Vernéaz (La Forêt, Bois de Seyte), la Béroche (Bois du Devens), Bevaix, Bôle, Corcelles, Peseux, Neuchâtel (Pied de Chaumont). Plus à l'est, les pentes sont trop raides et les moraines deviennent de plus en plus pauvres en matériel siliceux, de sorte que le Melampyro-Fagetum est remplacé par le Carici-Fagetum.

6. *Sylviculture.* — Comme nous le verrons plus bas (p. 28), la répartition des essences a beaucoup changé au cours des siècles et tend à s'approcher d'un état d'équilibre. Les surexploitations et le pâturage des porcs aux XVIe et XVIIe siècles avaient fait reculer le hêtre et le sapin au profit du chêne. Les mises à ban qui suivirent, puis le jardinage par pied d'ar-

bre, provoquèrent localement une «descente des étages de végétation» par infiltration des essences d'ombre sous un couvert trop dense. C'est ainsi qu'on aboutit parfois à la dominance exclusive du sapin à l'étage submontagnard, avec les conséquences que les forestiers ne connaissent que trop: propagation du gui *(Viscum album)* et du bostryche curvidenté, dépérissement prématuré des vieilles sapinières affaiblies par les années de sécheresse et par le gui.

Dans le Melampyro-Fagetum, le sylviculteur tiendra compte du tempérament de masse et de la qualité médiocre du hêtre. S'il désire conserver le chêne, qui est spontané, il devra préparer la régénération en créant artificiellement des conditions qui imitent les lisières. Il devra mettre les houppiers en pleine lumière, voire même isoler les semenciers au milieu des clairières. Sans l'intervention énergique du forestier, les forêts de chênes du Jura suisse seraient bientôt transformées en hêtraies avec sapin, comme le prouvent de nombreux exemples. Il faudra aussi que le sylviculteur sache limiter la culture du chêne aux stations chaudes où la concurrence du hêtre et du sapin est la moins forte.

Comme gérant de la forêt, s'il cherche à en améliorer le rendement en substituant localement au hêtre des essences plus intéressantes au point de vue économique, le forestier considérera que le sol, s'il est bien pourvu d'eau dans les couches profondes, est filtrant et très acide en surface et que le climat de l'étage submontagnard est plutôt sec. Ces conditions limitent le choix des essences capables d'améliorer le rendement d'une façon durable sans porter préjudice à la productivité du sol. Parmi les feuillus, nous ne voyons que le bouleau qui puisse fonctionner comme essence accessoire et nous avons déjà fait d'excellentes expériences avec cette essence à croissance rapide. Parmi les hôtes résineux, c'est le mélèze qui se comporte le mieux en station de Melampyro-Fagetum. On ne saurait assez recommander la propagation de cette essence précieuse.

On a beaucoup relevé l'influence néfaste des monocultures d'épicéa sur la productivité des sols lourds du Plateau suisse. On a raisonné par analogie pour les forêts de sapins blancs du pied du Jura et, en voyant que le sapin était atteint par le gui et le bostryche curvidenté, on n'a pas tardé à le rendre également responsable de l'acidité des sols sur lesquels il pousse le plus rapidement. Or, nous avons toujours observé qu'en station de Melampyro-Fagetum le sol est acide sous n'importe quelle essence, tandis que l'épicéa lui-même n'acidifie pas un sol neutre de Carici-Fagetum. C'est la composition pétrographique de la roche mère et le climat qui sont avant tout responsables de l'acidité du sol, non pas le sapin. L'acidité n'a pas d'influence directe sur la productivité. Si la po-

rosité du sol était en jeu, cela serait plus grave; mais il n'en est rien. Les sols des moraines latérales ne sont pas comparables à ceux des moraines de fond; ils sont mieux aérés, beaucoup plus caillouteux, plus sableux. Leur porosité ne se laisse pas détruire aussi facilement. En outre le sapin est capable d'utiliser toutes les couches du sol, grâce à son enracinement profond, tandis que l'épicéa n'utilise pratiquement qu'une couche de 20 à 30 cm et limite la concurrence des racines des autres espèces.

Au point de vue biologique, nous ne voyons aucun inconvénient à une augmentation raisonnable de la proportion du sapin blanc dans les anciens taillis situés sur les terres brunes profondes et sableuses, en station de Melampyro-Fagetum (Forêt du Devens, p. ex.). Quant à l'épicéa et au pin sylvestre, on ferait bien de ne les propager qu'avec discernement, car en peuplements purs, ils pourraient bien provoquer de l'humus brut et des difficultés de régénération, sans compter que l'épicéa est très sujet à la pourriture des racines et à l'agaric mielleux.

7. *Enseignement à tirer de l'histoire de la forêt au pied du Jura suisse.* — Les renseignements qui suivent sont tirés de l'étude de Meyer (1937) sur la répartition du chêne en Suisse romande. Nous avons tenté de relever les passages se rapportant aux localités actuelles du Melampyro-Fagetum (en particulier la région de «La Béroche» s/Saint-Aubin NE).

Meyer réussit à donner au lecteur une idée assez précise du traitement qui était infligé aux forêts de chênes d'alors. Malheureusement, il est presque impossible de retrouver les localités exactes. Du temps des Helvètes, le versant S de la première chaîne du Jura devait être couvert, jusque vers 700 m d'altitude, de lambeaux d'une forêt mixte où le chêne dominait. Il semble que le chêne jouissait alors de la considération générale comme arbre à fruits, fournissant le plus clair de la pâture des troupeaux de cochons. Le hêtre, réagissant mal à la mise en lumière, rejettant plus difficilement de souche et n'étant pas spécialement protégé comme l'était le chêne pour ses glands, jouait alors un rôle secondaire dans la zone du vignoble. Le sapin était répandu dans toute la région, mais ne put se régénérer sous les vieux chênes et former de véritables massifs, qu'à la faveur des mises à ban du XVIIIe siècle. Le pin était sans doute aussi abondant en station sèche que le sapin sur les terrains frais; mais comme il ne jouissait pas non plus de la même protection que le chêne, il ne subsiste plus qu'en station aride peu accessible (voir Lathyro-Quercetum). L'épicéa n'était répandu, semble-t-il, que dans le Haut-Jura, mais on ne possède aucune précision à son sujet avant le XVIe siècle. Ce n'est qu'à partir du XVIIIe siècle qu'il se répand aux étages inférieurs.

Les forêts de chênes du XVIIIe siècle avaient l'aspect de pâturages boisés ou de forêts très claires et toujours pâturées. Le parcours du bétail

et l'état clairiéré sont deux facteurs défavorables au hêtre et au sapin qui ont certainement diminué plus que le chêne entre le XVIe et le XVIIIe siècles. Le fait que la forêt de chênes était plus étendue alors qu'aujourd'hui est dû à l'influence de l'homme par l'intermédiaire de ses troupeaux. Les conditions de végétation étaient alors en «forêt» de chênes à peu près ce qu'elles sont de nos jours aux lisières, où le chêne trouve encore la lumière et la chaleur qui lui manqueraient à l'intérieur du massif. Les bois clairs de cette époque correspondaient probablement à ce que nous appelons des stades de dégradation: les espèces héliophiles de la lisière (chêne, alisier, cerisier, buissons divers), se mêlaient à celles de la forêt. Ainsi la répartition du chêne, sous l'influence du parcours du bétail, n'était pas comparable à celle qu'il a de nos jours dans des peuplements qui méritent le nom de forêts.

Peu à peu on supprime le parcours du bétail. Les chênes, trop vieux, ne se régénèrent plus. Le sapin et le hêtre reconquièrent l'espace vital qu'ils avaient perdu plusieurs siècles auparavant sous l'influence des défrichements, puis du parcours du bétail. Il s'établit un nouvel équilibre biocénétique conforme à la notion actuelle de forêt, qui permet le développement de l'association climacique, alors que la «forêt-parc» des XVIe et XVIIe siècles n'en était qu'un stade de dégradation.

Meyer a consacré son étude au chêne. C'est pourquoi nous avons peu de renseignements précis au sujet du sapin, auquel l'étude phytosociologique et écologique permet d'attribuer un rôle important en station de Melampyro-Fagetum.

Localisation des relevés du tableau N° 1. Melampyro-Fagetum

No	Lieu, Commune	Canton	Carte	Coordonnées
1	Forêt de Charcottet. Bevaix	NE	CN 1164	551700/196850
2	Le Biolley, Trois Rods. Boudry	NE	CN 1164	553360/201780
3	Bois l'Abbé. Hauterive	NE	CN 1144	563800/207160
4	Bois du Devens. St. Aubin	NE	CN 1163	548080/194500
5	Bois du Devens. St. Aubin	NE	CN 1163	548150/194480
6	Les Râpes. Peseux	NE	CN 1164	558330/205100
7	Bois de Seyte. Vaumarcus	VD	CD 1183	547420/191020
8	Bois du Devens. St Aubin	NE	CN 1163	548990/195230
9	Le Trembley. St. Blaise	NE	CN 1144	565030/208300
10	Grand-Bois. Champagne s/Grandson	VD	CN 1183	539760/188150
11	Forêt de Fermens. Pampigny	VD	CN 1222	519500/158750
12	Côte d'Hauterive. Hauterive	NE	CN 1144	564000/207640
13	Chassagne. Chambrelien s/Rochefort	NE	CN 1164	551760/201740
14	Les Râpes. Peseux	NE	CN 1164	558420/205180
15	Bois du Devens. St. Aubin	NE	CN 1163	548100/195570
16	Bois de Forel. Romainmôtier	VD	CN 1202	526070/172500
17	Grand-Bois. Champagne s/Grandson	VD	CN 1183	539650/188620
18	Bois du Devens. St. Aubin	NE	CN 1163	547880/195670
19	Forêt de Boudry. Perreux, Boudry	NE	CN 1164	551380/200590

II. LUZULO-FAGETUM

Hêtraie à Luzules. Hainsimsen-Buchenwald

Pour des indications générales concernant la description de l'association par d'autres auteurs, nous prions le lecteur de voir sous Melampyro-Fagetum (p. 21).

1. *Physionomie.* — Lorsque l'on passe progressivement de l'étage montagnard inférieur à l'étage montagnard moyen, les arbres s'allongent et la proportion du sapin augmente. Ce phénomène, indépendant du sol, se répète sur les sols bruns décalcifiés et acides du Luzulo-Fagion comme sur les sols calcimorphes de réaction neutre de l'Asperulo-Fagion. Le climat, plus humide, n'est plus un facteur limitant la productivité.

Si, par son aspect général, le Luzulo-Fagetum rappelle beaucoup l'Abieti-Fagetum festucetosum, les arbres n'y ont pas le même comportement. Le hêtre n'y est pas aussi élancé ni aussi fin. Le sapin domine souvent et c'est lui qui confère à ces stations leur valeur économique; il est long [7], de fût propre et cylindrique, sa croissance est forte. L'épicéa est moins fréquent; son port diffère de celui des épicéas du Vaccinio-Piceion: les branches sont grossières, longues et horizontales. L'érable sycomore est rare, localisé dans les combes à sol plus argileux. Le chêne rouvre se maintient de-ci, de-là, par pieds isolés, surcimés par le sapin ou le hêtre.

La plupart des peuplements que nous connaissons sont réguliers, et nombreux sont ceux qui comportent une forte majorité de sapin. Il est incontestable que cette station est favorable au sapin, probablement grâce à la richesse minéralogique de la moraine sous-jacente et certainement grâce à l'eau disponible dans le sol (voir p. 59). Il vaudrait la peine d'étudier s'il existe une relation quelconque entre la composition de la roche mère (moraine mixte) d'une part, la proportion et la vitalité du sapin d'autre part.

Les arbustres sont encore plus rares que dans le Melampyro-Fagetum, tandis qu'aux plantes herbacées vient s'ajouter la Fétuque des bois qui peut être très abondante, surtout dans les forêts où les résineux dominent.

2. *Composition floristique* (voir tableau de végétation N° 2). — La proportion du hêtre et du sapin dans les forêts de composition naturelle [8] est difficile à préciser. Indépendamment du traitement subi, nous pensons, comme nous venons de l'exposer, que la composition pétrographique de la roche mère (proportion d'éléments silicieux) intervient pour une part non négligeable dans la répartition de ces deux essences principales. L'épicéa

---

[7] Comparé aux sapins des sols calcaires du même versant.

[8] Ou forêts dont la composition est peu influencée par le traitement.

est moins fréquent qu'on ne pourrait s'y attendre. Par le choix des espèces différentielles d'association:

Abies alba	*Pyrola secunda*
Galium rotundifolium	*Lonicera nigra*
Festuca altissima	

nous avons voulu relever les caractères spécifiques du milieu: sols acides à Moder de l'étage montagnard moyen.

Notre association se différencie de l'Abieti-Fagetum par des espèces qui sont acidophiles, bien que n'indiquant pas l'humus brut: *Luzula luzuloides, Luzula nivea, Veronica officinalis* et *Melampyrum pratense.* Ces espèces sont liées à la présence de Moder acide relativement sec et filtrant et contenant de nombreux grains de quartz lavés. A cause du manque d'argile dans les couches supérieures du sol, le Luzulo-Fagetum ne possède pas d'espèces de l'Adenostylion, contrairement à l'Abieti-Fagetum.

Les indicatrices d'humus brut sont peu nombreuses, même dans les forêts pures de sapins; toutefois *Lonicera nigra, Pyrola secunda, Galium rotundifolium* indiquent une tendance au développement de ce type d'humus.

Les espèces du Fagion et des Fagetalia sont plus nombreuses que dans le Melampyro-Fagetum, traduisant ainsi l'influence plus décisive du climat de l'étage montagnard moyen sur la végétation. Toutefois on chercherait en vain les bonnes espèces caractéristiques des Hêtraies *(sensu lato)* des sols calcimorphes, comme *Actaea spicata, Polystichum lobatum, Aruncus silvester, Cardamine pentaphylla, Cardamine heptaphylla* (que nous avons rencontré une seule fois) qui exigent un sol de réaction neutre, bien grumeleux et à Mull calcique.

Les mousses sont les mêmes que dans le Melampyro-Fagetum. Elles ont peu d'importance dans les peuplements mélangés ou dans ceux de hêtres, mais recouvrent presque toute la surface du sol dans les forêts résineuses secondaires [9].

La présence de bonnes espèces différentielles d'association et la composition floristique originale nous paraissent suffisantes pour conférer au Luzulo-Fagetum le rang d'association indépendante, bien qu'il ne possède pas non plus d'espèce caractéristique au sens strict (voir p. 12).

Les peuplements du Luzulo-Fagetum situés dans le haut des côtes de Bière et de Mollens (Jura vaudois) sont caractérisés par une pauvreté floristique exceptionnelle (relevés 25-28 du tableau N° 1). Dans ces vieilles futaies de hêtres, les caractères différentiels de l'association s'estompent et celle-ci ne se distingue plus de l'Abieti-Fagetum festucetosum avoisinant que par une ou deux espèces: *Luzula nivea* et *Veronica officinalis.*

---

[9] La composition des forêts secondaires est manifestement influencée par l'activité humaine (directement ou indirectement).

L'épicéa, *Pyrola secunda, Galium rotundifolium, Vaccinium Myrtillus, Luzula silvatica* qui tolèrent une forte acidité et qui figurent presque dans tous les autres relevés, manquent dans cette variante appauvrie. Par contre, nous avons trouvé dans cette région quelques espèces des sols argileux, comme *Lamium Galeobdolon, Athyrium Filix-femina* et *Senecio Fuchsii.* Nous y avons rencontré une fois *Carex pilosa* et *Cardamine heptaphylla* ainsi qu'une vieille souche d'*Ulmus scabra* (dans un sondage). Nous discuterons au paragraphe «sol» (page 34) des facteurs responsables de cette particularité.

C'est surtout par l'enrésinement des forêts que l'homme a transformé le paysage dans l'aire de répartition du Luzulo-Fagetum: soit en substituant l'épicéa aux essences autochtones, soit en éliminant progressivement les feuillus au profit du sapin qui est spontané dans l'association et s'ensemence facilement partout. Dans ces stations il est courant de trouver des forêts composées de 80 à 100 % de résineux. Si nous comparons la végétation des peuplements plus ou moins naturels (tableau N° 2, relevés N°s 1-10) avec celle des forêts manifestement artificielles de résineux où le hêtre n'existe plus qu'à l'état sporadique (relevés N°s 11-22 du même tableau), nous pouvons relever:

1. qu'il n'y a aucune différence essentielle de composition floristique entre les deux groupes et qu'il s'agit donc de la même association,
2. que la dominance exclusive des résineux se traduit avant tout sur la vitalité des mousses,
3. que certaines espèces herbacées acidophiles comme *Melampyrum pratense, Vaccinium Myrtillus* et *Maianthemum bifolium* sont un peu plus fréquentes dans les forêts résineuses,
4. que les espèces d'humus brut comme *Luzula luzulina, Goodyera repens, Monotropa hypopitys* et *Rhytidiadelphus loreus* n'apparaissent que dans les forêts résineuses secondaires (en particulier dans celles d'épicéas), toutefois jamais en grande quantité [10].

En résumé, le couvert très dense et permanent des résineux, isolant le sol de la chaleur et de la lumière, entretient un climat interne plus frais que dans les forêts feuillues, ce qui se traduit par une augmentation insignifiante du nombre, mais par un regain très sensible de la vitalité des mousses et par l'apparition de quelques espèces d'humus brut. Seul l'horizon A_0 (fane, mousses et humus brut) semble donc être affecté par la dominance des résineux [11].

[10] Notons que les bonnes espèces caractéristiques du Vaccinio-Piceion comme *Listera cordata* ou *Hylocomium umbratum* sont absolument exclues ici!

[11] C'est dans les futaies pures d'épicéas que l'activité biologique du sol est la plus faible. Il s'y forme fréquemment un micropodzol surmonté d'une mince couche d'humus brut noir. Dans la plupart des futaies pures de *sapin*, par contre, l'activité biologique du sol est normale et il y a moins d'humus brut. Les pH mesurés varient entre 4,2 et 5,4 dans l'horizon A des futaies pures d'épicéas, entre 5,2 et 6,1 dans celles où le sapin domine.

Tableau 2. Luzulo-Fagetum

No du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	Constance %
Altitude . m	635	640	810	920	960	970	1010	1020	1050	1100	565	610	630	840	930	1075	680	760	800	990	685	640	
Exposition	SE	E	WNW	E	ESE	SSE	ESE	E	SSE	SSE	E	S	ESE	N	SSE	S	S	ESE	N	SSE	SSE	S	
Pente %	30	30	35	30	45	40	45	60	55	55	25	20	20	20	40	10	20	45	20	40	10	10	
Recouvrement % Y	80	100	90	100	100	90	100	100	100	100	90	100	90	100	95	90	100	100	100	90	100	100	
ⅹ	30	30	70	50	20	10	25	5	5	2	2	0	25	10	2	10	25	30	30	10	5	0	
2	20	60	25	10	70	80	70	30	70	25	50	10	90	90	70	90	80	80	70	90	80	20	
ψ	10	20	25	1	50	20	2	1	2	1	80	100	80	100	80	95	90	70	90	75	100	100	
Surface du relevé m2	200	200	100	200	100	200	100	200	200	200	200	200	200	200	200	100	100	200	200	100	150	100	
	Forêts primaires (1)						Variante appauvrie				Dominance artificielle de Abies et Picea												
Arbres																							
Fagus silvatica Y	4.4	4.3	4.3	5.5	2.1	2.2	5.5	4.4	5.5	3.2	+.1	(+)	(+)	(+)	+.1	+.1	(+)	(+)	+.1	+.1	+.1	r	100
ⅹ	3.4	3.3	4.4	3.4	2.2	1.1	2.2	1.2	1.2	1.2	+.1	-	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	
2	+.1	1.1	1.1	2.1	2.1	1.1	2.1	+.1	1.1	1.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	
Abies alba Y	+.1	3.3	2.1	+.1	4.3	4.4	2.1	3.2	1.2	4.3	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	4.4	4.3	4.3	4.4	3.2	+.1	100
ⅹ	1.2	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	2.2	+.1	+.1	+.1	2.2	3.2	2.2	+.1	1.1	+.1	
2	1.1	1.1	1.1	+.1	1.1	2.1	1.1	+.1	+.1	2.1	1.1	1.1	1.1	-	1.1	2.1	+.1	2.1	2.1	1.1	1.1	+.1	
Picea Abies Y	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	1.1	-	-	-	-	+.2	+.1	1.1	+.1	+.1	(+)	3.2	3.3	3.3	3.3	4.4	5.5	82
ⅹ	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	
2	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	1.1	+.1	
Quercus petraea Y	+.1	-	(+)	-	r°	-	-	-	-	-	+.1	r	(+)	-	-	-	-	(+)	-	-	(+)	-	68
ⅹ	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	r	-	r	-	r	-	
2	+.1	+.1	-	-	r	r	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	r	-	r	r	-	r	r	+.1	
Acer Pseudoplatanus ⅹ	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	45
2	+.1	r	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	+.1	-	r	-	-	-	+.1	-	r	-	r	-	-	
Sorbus aucuparia ⅹ	+.1	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	41
2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	r	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	
Prunus avium ⅹ	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	r	-	r	-	36
2	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	r	-	-	-	r	-	-	-	r	-	
Sorbus Aria ⅹ	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	r	-	r	-	27
2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	r	-	-	+.1	-	
Pinus silvestris Y	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	(+)	r	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	23
Fraxinus excelsior ⅹ	-	-	r	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	r	-	-	-	-	-	18
Acer platanoides 2	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9
Arbustes																							
Lonicera nigra	-	(+)	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	1.1	-	+.1	+.1	1.1	r	-	68
Lonicera Xylosteum	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	r	+.1	+.1	-	-	23
Corylus Avellana	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	r	-	-	-	-	-	r°	r	r	23
Ilex aquifolium	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18
Sorbus Mougeotii	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	9
Espèces différentielles d'association																							
Abies alba	+.1	3.3	2.1	+.1	4.3	4.4	2.1	3.2	1.2	4.3	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	4.4	4.3	4.3	4.4	3.2	+.1	100
Galium rotundifolium	+.1	+ .2	1.2	-	1.2	2.2	-	-	-	-	1.2	+.2	+.1	1.2	1.2	1.2	2.2	2.2	1.2	2.3	1.2	+.2	77
Festuca altissima	1.2	2.2	-	-	+.1	1.2	4.3	2.2	1.2	1.2	3.2	-	2.2	4.4	2.3	-	2.2	4.3	3.3	-	+.1	-	73
Pyrola secunda	+.1	+.1	+.2	+.2	+.1	+.1	-	-	-	-	+.2	+.1	+.1	+.2	+.1	-	1.2	+.2	1.2	-	1.2	+.1	73
Lonicera nigra	-	(+)	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	1.1	-	+.1	+.1	1.1	r	-	68
Espèces acidophiles et différentielles du Luzulo-Fagion																							
Luzula luzuloides	1.3	1.2	2.2	-	4.3	2.3	-	-	-	-	2.3	1.2	2.2	+.1	3.3	+.2	2.2	2.3	+.2	3.3	(+)	+.2	100
Luzula nivea	-	-	-	+.2	-	-	1.2	+.2	1.2	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Veronica officinalis	1.2	+.1	+.2	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.2	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	86
Vaccinium Myrtillus	(+)	-	1.2	-	+.2	+.2	-	-	-	-	1.2	-	4.4	+.2	+.2	4.4	1.2	+.3	1.2	1.2	+.2	+.2	68
Melampyrum pratense	+.2	-	-	-	2.2	-	-	-	-	-	+.3	r	1.2	-	1.1	2.2	3.3	2.3	+.1	2.3	4.4	2.2	59
Luzula silvatica	2.3	33.3	-	-	2.2	3.3	-	-	-	-	1.2	-	3.2	-	2.2	+.2	-	1.1	(+)	+.2	▼	+.1	55
Maianthemum bifolium	-	-	-	-	1.1	-	-	-	-	-	+.1	-	1.2	+.1	+.2	-	+.2	+.2	+.1	-	+.1	-	41
Goodyera repens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	1.2	-	+.2	-	14
Luzula luzulina	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	-	-	+.2	-	-	14
Monotropa hypopitys	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	9
Rhytidiadelphus loreus	-	-	-		-	-	-		-		-	(+)	-	-	-	4.4	-	-	-	-	-	-	9
Espèces caractéristiques d'alliance (Fagion)																							
Prenanthes purpurea	+.1	+.1	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	r	+.1	2.1	+.1	1.1	1.1	1.1	2.1	+.1	+.1	+.1	100

Festuca altissima	1.2	2.2	-	-	+.1	1.2	4.3	2.2	1.2	1.2	3.2	-	2.2	4.4	2.3	-	2.2	4.3	3.3	-	+.1	-		73
Neottia Nidus-avis	+.1	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	r	-	+.1	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-		45
Elymus europaeus	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	1.2	+.2	-	-		23
Epilobium montanum	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-		18
Sanicula europaea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	r	-		14
Centaurea montana	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-		14
Mercurialis perennis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-		14
Cardamine heptaphylla	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		5
Cephalanthera Damasonium	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		5
Cephalanthera rubra	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		5
Espèces caractéristiques d'ordre (Fagetalia)																								
Asperula odorata	1.2	(+)	1.2	1.2	2.2	2.2	1.2	2.2	2.2	2.3	+.2	+.1	1.2	2.2	+.2	-	1.2	1.2	1.2	-	1.2	-		86
Viola silvestris et Rivin.	-	-	+.1	(+)	1.1	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	-	+.1	1.1	+.1	1.1	-	+.1	1.1	1.2	+.1	-		68
Phyteuma spicatum	(+)	(+)	(+)	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-		68
Catharinea undulata	1.2	1.2	-	-	+.2	+.2	+.2	-	+.1	-	+.2	+.1	+.2	+.2	+.1	+.2	-	+.2	-	-	+.1	-		64
Eurhynchium striatum	+.2	1.2	1.2	-	+.1	+.1	-	-	-	-	2.2	3.3	+.2	1.2	+.2	-	2.2	2.2	-	-	1.2	1.2		64
Milium effusum	(+)	r	-	-	-	-	-	+.1	-	-	r	-	+.1	-	+.1	-	1.2	-	+.1	-	+.2	-		41
Dryopteris Filix-mas	r	r	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	r	r	r	-	+.1	-	-	-	-	-		32
Lamium Galeobdolon	-	-	-	-	-	-	1.1	+.1	+.1	+.1	-	-	-	2.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-		32
Scrophularia nodosa	-	-	-	-	r°	-	r	r	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	r	-	-		23
Carex silvatica	-	-	-	(+)	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-		18
Polygonatum multiflorum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	r	-	-	-	-	-	r	-	-		14
Euphorbia amygdaloides	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		5
Bromus Benekeni	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		5
Paris quadrifolia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-		5
Espèces caractéristiques de classe (Querco-Fagetea)																								
Carex digitata	+.2	+.1	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	1.2	+.1	-	-	+.1	+.1	-	1.1	-	+.1		45
Lathyrus vernus	-	-	-	-	(+)	+.1	r	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-		36
Poa nemoralis	(+)	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.2	+.1		23
Melica uniflora	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	r	-	-	-	+.2	+.1	-	-		18
Anemone nemorosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-		9
Epipactis latifolia	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-		9
Potentilla sterilis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-		5
Compagnes																								
a) Espèces herbacées																								
Hieracium murorum	+.1	+.1	+.1	-	1.1	2.2	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	r	+.1	1.1	1.1	1.1	2.2	2.1	2.1	1.1	1.1	+.1		95
Oxalis acetosella	+.2	-	+.2	-	2.2	1.2	-	1.2	-	1.2	1.2	r	1.2	2.2	1.2	2.2	2.2	+.2	2.2	2.3	1.2	-		77
Luzula pilosa	1.2	+.1	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	+.2	+.1	+.1	+.1	+.2	1.1	2.1	+.1	1.1	2.2	1.1	-		68
Ajuga reptans	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	+.2	r	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-		55
Platanthera bifolia	(+)	-	-	+.1	1.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1		55
Fragaria vesca	+.1	-	r	-	-	-	r	-	-	-	1.2	-	+.1	1.1	-	+.1	+.1	+.1	1.1	-	+.1	-		50
Veronica Chamaedrys	-	r	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1	-		41
Hedera helix	-	-	(+)	+.2	(+)	+.2	-	-	-	-	-	r	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1		36
Solidago Virga-aurea	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-		27
Cicerbita muralis	-	-	-	-	(+)	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	-	-		27
Vicia sepium	-	-	-	+.1°	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1		18
Polygonatum multiflorum	-	-	-	-	+.1	r	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	r	-	-	-	-		18
Senecio Fuchsii	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+ 1	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-		18
Carex flacca	+.2	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-		14
Anthoxanthum odoratum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-		14
Athyrium Filix-femina	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-		14
Geranium Robertianum	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-		14
Knautia silvatica	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-		14
Rubus sp.	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-		9
Dactylis glomerata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-		9
b) mousses																								
Polytrichum attenuatum	1.2	2.2	1.2		2.2	+.2	-		+.1		1.3	+.2	+.2	+.1	1.2	1.2	+.2	+.1	+.2	1.2	+.2	1.2		95
Hylocomium splendens	+.2	1.2	2.3		3.3	2.3	-		-		4.4	4.4	4.4	4.4	5.5	2.2	5.5	4.4	3.4	4.4	5.5	4.4		89
Rhytidiadelphus triquetr.	+.2	-	1.2		3.3	1.2	-		-		2.2	2.3	2.2	2.3	1.2	2.3	1.2	2.2	4.4	2.2	2.2	3.3		84
Dicranum scoparium	-	1.2	+.2		1.2	1.2	-		-		1.2	+.2	+.2	+.2	+.2	1.2	-	+.2	+.2	1.2	+.2	1.2		79
Hypnum cupressiforme	+.2	-	+.2		+.2	+.1	-		+.1		+.1	+.2	-	-	+.2	-	-	+.2	-	-	-	+.2		53
Plagiochila Asplenioides	-	-	+.1		+.2	-	-		-		-	-	2.2	2.2	+.1	+.1	-	+.1	1.2	-	-	-		42
Thuidium tamariscifolium	-	-	-		-	-	-		-		+.1	+.1	+.1	+.1	+.2	-	-	-	-	-	-	+.1		31
Mnium undulatum	-	-	-		-	-	-		-		-	+.1	1.2	2.2	-	+.2	-	-	1.2	-	-	-		26
Fissidens taxifolius	+.1	+.1	+.2		-	-	+.1		+.1		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		26
Brachythecium velutinum	-	-	-		-	+.1	+.1		+.2		-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-		21
Mnium punctatum	-	-	-		+.1	+.1	-		-		-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-		16

(1) dont la composition est peu influencée par le traitement.

Espèces ne figurant pas au tableau (accidentelles):

No 5: Knautia silvatica. No 9: Carex pilosa. No 10: Laburnum alpinum, Lathyrus montanus, Valeriana officinalis. No 11: Betula verrucosa (arbre), Primula vulgaris. No 12: Pyrola chlotantha, Scleropodium purum. No 13: Galium silvaticum. No 14: Rubus idaeus, Ranunculus nemorosus, No 15: Melica nutans. No 16: Lonicera alpigena, Luzula multiflora, Ranunculus platanifolius, Moehringia trinervia. No 17: Pyrola minor. No 19: Dryopteris disjuncta. No 21: Juglans regia (semis), Carex muricata, Agrostis alba, Hieracium pilosella, Hypericum sp., Festuca gigantea.

3. *Systématique.* — Le Luzulo-Fagetum du Jura fait partie de la sous-alliance du Luzulo-Fagion dont il possède plusieurs bonnes espèces différentielles. Il correspond au Luzulo-Fagetum montanum Oberdorfer 1950, décrit par cet auteur dans la Forêt-Noire.

Notre association jurassienne est plus montagnarde que le Fagetum Maianthemetosum Etter 1947, avec lequel il ne peut pas se confondre. Par contre, elle est plus mésophile et moins acidophile que le Querco-Abietetum luzuletosum Frehner (n. p.) que nous avons visité dans le canton d'Argovie: celui-ci est encore plus pauvre en espèces caractéristiques d'alliance et d'ordre; le sapin (dans un écotype différend de celui du Jura), *Vaccinium Myrtillus* et les mousses y sont nettement plus abondants, la vitalité du hêtre y est moins forte; telles sont les conséquences d'un sol encore plus acide et plus profondément décarbonaté.

La Hêtraie à *Luzula nivea* et la Hêtraie très acidophile à *Vaccinium Myrtillus* Koch 1944 du canton de Saint-Gall présentent des analogies avec notre association du pied du Jura.

Par contre, l'Abieti-Fagetum luzuletosum Kuoch 1954 doit rester séparé du Luzulo-Fagion, car il a plutôt le caractère d'un Abieti-Fagetum.

Sur le versant occidental des Vosges, nous avons étudié dans la forêt domaniale de Gérardmer, entre 800 et 900 m d'altitude, des forêts de ce type, sur sol ocre podzolique [12] à Moder sur roche mère gréseuse et granitique. Ces forêts, dont le hêtre fut extirpé par l'homme et nommées «sapinières» par les forestiers français, doivent être rattachées au Luzulo-Fagetum.

4. *Sol.*

La roche mère du Luzulo-Fagetum est une moraine mixte contenant environ 50 % de matériel alpin (dont en moyenne 54 % de galets cristallins et 46 % de sédiments alpins) et 50 % de calcaires jurassiens (voir p. 61). Nous citons ces proportions à titre indicatif; il s'agit d'une moyenne pour la région du Jura neuchâtelois dont nous avons étudié spécialement les sols.

Nous avons vu (p. 31) qu'à la limite supérieure du Luzulo-Fagetum, au-dessus de 1000 m, dans le Jura vaudois, on constatait une diminution systématique des espèces acidophiles. Pour autant que la composition de la roche mère (moraine) reste identique, on s'attendrait au contraire à rencontrer aux altitudes plus élevées un plus grand nombre d'espèces acidophiles [13]. Nous pensons que les facteurs responsables de cette particula-

[12] Ou brun podzolique dans le sens de Duchaufour, 1959.

[13] La solubilité du calcaire étant inversément proportionnelle à la température et proportionnelle aux précipitations (Bach, 1950), les carbonates de la moraine n'échappent pas à cette règle et sont lessivés d'autant plus profondément que le climat est plus frais.

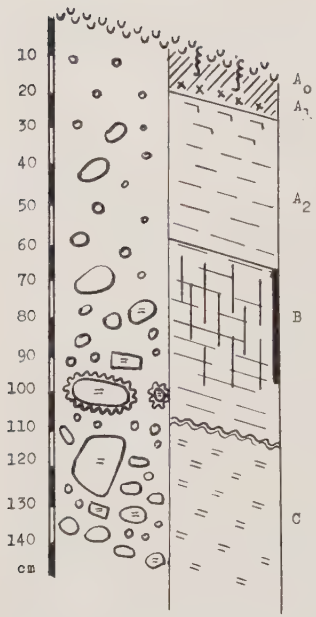


Fig. 3. Profil du *Luzulo-Fagetum*

Forêt de Boudry (Neuchâtel). 640 m. Relevé N° 2 du tableau N° 2.

A_0 Couverture morte. La fane et les mousses couvrent presque 100 % de la surface du sol. La fane de deux ans, non décomposée et mêlée d'excréments de lombrics, se détache facilement de la terre. Les feuilles ne sont pas agglomérées en couches compactes, mais forment par endroits des nids décolorés, mêlés de mycélium jaunâtre.

A_1 Horizon humeux formé d'un mélange intime de terre minérale (Moder). Par endroits, un peu d'humus brut noir avec de véritables nids de grains de quartz lavés. Terre fine lehmeuse-sableuse à grumeaux très peu résistants à la pression. Très peu de squelette (cristallin seulement). Nombreuses racines secondaires d'arbres et de Luzules. Activité biologique moyenne. Couleur: gris-brun foncé. pH: 4,4. Pas de carbonates. Limite très nette avec l'horizon sous-jacent.

A_2 Horizon éluvial pauvre en humus. Terre fine lehmeuse, de structure primitive, non grumeleuse, sans cohésion, contenant environ 12 % d'argile. Peu de squelette (galets cristallins). Peu de racines. Couleur: gris-brun clair. pH: 4,1. Pas de carbonates. Transition diffuse avec l'horizon sous-jacent.

B Horizon d'accumulation de l'argile. Terre fine lehmeuse-argileuse, plus ou moins compacte et collante. Peu de squelette: majorité de galets cristallins; quelques cailloux calcaires entourés d'une gangue d'altération. Peu de racines. Couleur: brun-ocre. pH: 4,1. Pas de carbonates dans la terre fine. Transition assez diffuse avec l'horizon sous-jacent. Terre fine décarbonatée jusqu'à 100 cm.

C Roche mère. Moraine formée de limon, sable, gravier et blocs en proportion variable. 81 % de squelette (nous avons dénombré dans la fraction de 2 à 10 mm 67 % de galets calcaires et 33 % de galets cristallins). 19 % de terre fine contenant 4,5 % d'argile seulement et 31 % de carbonates. Presque pas de racines. Couleur: gris clair. pH: 7,9.

rité résident essentiellement dans la composition pétrographique de cette moraine: celle-ci contiendrait davantage de calcaires jurassiens, par conséquent le sol lui-même contiendrait davantage d'argile provenant de la décalcification de ces calcaires, il serait moins acide, moins filtrant et moins profondément décarbonaté. Nous n'avons malheureusement pas pu analyser la composition pétrographique de la roche mère; mais nous pensons qu'il s'agit là de moraines contenant une proportion plus élevée de calcaires jurassiens et comparables à celles du Carici-Fagetum caricetosum montanae qui serait remplacé, sous l'influence du climat frais de l'étage montagnard moyen, par cette variante appauvrie du Luzulo-Fagetum.

Les observations suivantes confirment cette hypothèse:

a) les pH sont plus élevés (en surface notamment) que dans la moyenne des stations typiques; nous les avons mesurés dans deux profils:

Horizon	pH variante appauvrie (Côte de Bière)		pH moyenne de 8 profils caractéristiques
A_1	profil 1)	5,3	4,9
	profil 2)	5,7	
A_2	profil 1)	4,9	4,8
	profil 2)	5,2	
B	profil 1)	5,0	
	profil 2)	5,6	5,0

b) l'activité biologique est supérieure à la moyenne;

c) des espèces neutrophiles-argilophiles apparaissent tandis que les acidophiles diminuent et que les plantes d'humus brut disparaissent.

Ces observations laissent supposer qu'il existe une relation entre la teneur en argile et l'acidité: celle-ci diminuerait au fur et à mesure que la teneur en argile augmenterait [14].

En résumé, le sol du Luzulo-Fagetum est un sol brun lessivé, très acide, profondément décarbonaté, lehmeux-sableux, de profondeur moyenne, relativement pauvre en squelette dans la zone d'enracinement.

5. *Répartition* (voir la localisation des relevés, p. 37). — Le Luzulo-Fagetum du Jura suisse remplace le Melampyro-Fagetum à l'étage montagnard moyen. Il colonise les mêmes sols morainiques. Etant donné que les moraines alpines ne dépassent pas 1150 m d'altitude, le Luzulo-Fagetum n'a pas de vicariant à l'étage montagnard supérieur. On pourrait se demander ce que deviendrait cette station transposée à 1400 m: probablement un Aceri-Fagetum (luzuletosum?) comme dans les Hautes-Vosges. Notre association est localisée dans le Jura central où les moraines Würmiennes sont les plus étendues et atteignent l'altitude la plus élevée. Dans le Jura vaudois, elle occupe de grandes surfaces dans les «côtes» de Bière, Berolles, Mollens, Montricher, Mont-la-Ville, La Praz. Dans le Jura neuchâtelois, c'est au-dessus de Montalchez, Gorgier, Bevaix, Boudry qu'elle est le mieux développée, tandis qu'on n'en retrouve que des lambeaux au Val-de-Ruz et dans la région d'Enges-Lignières.

---

[14] Etter (1943) observe de son côté que dans le Querco-Carpinetum luzuletosum le pH s'abaisse en même temps que la teneur en argile. Il attribue cette corrélation au fait que l'argile retient les substances à effet tampon et s'oppose au drainage interne du sol.

6. *Sylviculture.* — Les stations de Luzulo-Fagetum sont parmi les plus productives du versant sud du Jura; plusieurs facteurs y contribuent: climat frais de l'étage montagnard, période de végétation prolongée par l'exposition sud ou sud-est, sols profonds et bien approvisionnés en eau (voir p. 59).

Bien que l'aspect de la forêt fasse penser à un Abieti-Fagetum, le comportement des essences est différent; tandis que le hêtre se régénère en fourrés étendus et denses, le sapin prend pied partout par groupes. Les peuplements ont une tendance très nette à la régularité, ne laissant pénétrer que peu de lumière jusqu'au sol. C'est probablement la concurrence du hêtre et du sapin qui relègue l'épicéa au rang d'essence secondaire. Le chêne rouvre persiste par pieds isolés et chétifs jusque vers 900 m d'altitude, mais il n'a aucune importance économique. Les essences dites secondaires, comme l'érable sycomore ou l'alisier n'existent pratiquement pas sur ces sols très acides.

Comme nous l'avons vu à la page 32, la dominance unilatérale du sapin ne semble avoir de conséquence fâcheuse ni sur la structure ni sur l'acidité du sol. Tout au plus y peut-on observer une forte prolifération des mousses et une augmentation insignifiante du nombre et de la fréquence des espèces d'humus brut. La crainte de «l'humus brut — ennemi N° 1 de la forêt» n'est donc pas justifiée ici. Il n'en est pas de même pour les futaies pures d'épicéas qui contribuent à diminuer l'activité biologique du sol.

Le jardinage classique par pied d'arbre, avec différenciation du massif par petites surfaces, n'est probablement pas applicable dans les peuplements du Luzulo-Fagetum, malgré la forte proportion de sapin. Nous pensons que le traitement doit tenir compte de la productivité de la station et de la tendance naturelle des peuplements à la régularité. Il est inutile d'imposer à ces forêts une structure étagée si elles n'y tendent pas spontanément. Le traitement par coupes successives et progressives (Femelschlag) ou une forme de jardinage par bouquets ou par gands groupes nous semblent convenir au tempérament plutôt exubérant dont le hêtre et le sapin font preuve dans ce milieu.

Etant donné que l'association possède tous les éléments spontanés capables d'assurer une bonne productivité, l'introduction d'hôtes devrait être exceptionnelle. Nous pouvons recommander ici aussi le mélèze, en particulier dans les stations les plus chaudes. Parmi les feuillus, on pourra tenter d'introduire l'érable sycomore qui s'adaptera plus facilement à ces stations fraiches qu'à celles du Melampyro-Fagetum. Le bouleau pourrait aussi donner de bons résultats comme essence pionnière.

Localisation des relevés du tableau N° 2. Luzulo-Fagetum

No	Lieu, Commune	Canton	Carte	Coordonnées
1	Forêt de Boudry. Perreux, Boudry	NE	CN 1164	551800/200160
2	Forêt de Boudry. Perreux, Boudry	NE	CN 1164	551750/200130
3	Combe Anex. Rochefort	NE	CN 1164	552850/203500
4	La Gîte. L'Isle	VD	CN 1222	518900/164280
5	Côte de Sauges. La Bulette. St Aubin	NE	CN 1163	547770/196740
6	Côte de Sauges. La Bulette. St Aubin	NE	CN 1163	547610/196630
7	Côte de Bière. Bière	VD	CN 1241	512350/155030
8	Côte de Mollens. Mollens	VD	CN 1222	516820/159830
9	Côte de Bière. Bière	VD	CN 1241	514240/157140
10	Côte de Mollens. Mollens	VD	CN 1222	516630/159880
11	Forêt de Cortaillod. Perreux, Boudry	NE	CN 1164	552150/199830
12	Le Bois Devant. Bôle	NE	CN 1164	553770/202500
13	Forêt de Cortaillod. Perreux, Boudry	NE	CN 1164	551880/200030
14	Les Pommerets. Montézillon, Rochefort ..	NE	CN 1164	553940/204380
15	Côte de Sauges. Pr. Nicod-Favre. St-Aubin	NE	CN 1163	547410/196360
16	Bois de Ban. Les Geneveys sur Coffrane ..	NE	CN 1144	553920/207030
17	Forêt de Dame Othenette. Corcelles	NE	CN 1164	555470/204300
18	Forêt de Cortaillod. Perreux, Boudry	NE	CN 1164	551290/199580
19	Les Pommerets. Montézillon, Rochefort ..	NE	CN 1164	554320/204570
20	Côte de Sauges. St-Aubin	NE	CN 1163	547020/196270
21	Prise-Imer. Rochefort	NE	CN 1164	554720/203800
22	Forêt de Bevaix. Ch. du Chanet, Bevaix ..	NE	CN 1164	550770/197520

III. RELATIONS ENTRE LA VÉGÉTATION ET L'ACIDITÉ DU SOL DANS LE LUZULO-FAGION

Nous étions curieux de connaître comment les plantes réagissaient dans la nature à l'acidité du sol. Comme Olsen (1921) et Ellenberg (1957, 1958) l'ont montré par la voie expérimentale, certaines espèces sont sténoïques par rapport au pH du sol, tandis que d'autres sont euryoïques. Des espèces qui, dans la nature, paraissent être nettement acidophiles, sont en réalité reléguées dans le domaine acide par la concurrence d'autres espèces. On ne peut pas affirmer que ces espèces montrent une véritable appétance pour un certain domaine de pH. Par exemple, *Luzula luzuloides* supporte une variation de pH du sol plus large en culture que dans la nature. Néanmoins, nous pensons qu'il peut être utile d'indiquer le domaine de pH où nous avons rencontré un certain nombre d'espèces qui, dans la nature, semblent plus ou moins sensibles au pH du sol [15]. Etant donné que la profondeur d'enracinement des arbres est trop variable et trop difficile à localiser, nous avons dû limiter notre investigation aux

[15] Nos observations ayant été faites dans des associations très voisines (Melampyro-Fagetum et Luzulo-Fagetum), les risques de substitution de facteurs sont très réduits.

plantes herbacées et à certaines mousses dont la zone d'enracinement correspond aux horizons A_0 et A_1.

Ayant choisi 21 relevés de végétation qui correspondaient à des sondages pédologiques, nous les avons ordonnés selon le pH croissant de l'horizon supérieur. Nous nous sommes efforcés d'en extraire les espèces qui semblaient avoir un domaine préférentiel et de les grouper dans le petit tableau à la page 39.

Ce tableau, complété par l'étude du comportement des espèces dans les groupements voisins, nous permet de distinguer, parmi les espèces du Luzulo-Fagion, les 4 catégories suivantes:

1. Espèces extrêmement acidophiles ou tolérant une forte acidité (pH inférieur à 4,0):

Pleurozium Schreberi	*Leucobryum glaucum*
Polytrichum juniperinum	*Vaccinium vitis-idaea*

2. Espèces nettement acidophiles (pH inférieur à 6,0)

Lonicera nigra	*Vaccinium Myrtillus*
Sorbus aucuparia	*Galium rotundifolium*

auxquelles il faut ajouter, parmi les espèces ne figurant pas dans le tableau de la p. 39:

Pyrola minor	*Luzula luzulina*
Pyrola chlorantha	*Monotropa hypopitys*
Goodyera repens	*Carex pilulifera*

3. Espèces faiblement acidophiles (voir tableaux de végétation du Melampyro-Fagetum, du Luzulo-Fagetum et du Carici-Fagetum):

Luzula luzuloides	*Pteridium aquilinum*
Luzula nivea	*Calluna vulgaris*
Festuca heterophylla	*Cytisus sagittalis*
Luzula silvatica	*Poa nemoralis*
Luzula pilosa	*Carex montana*
Luzula Forsteri	*Plantanthera bifolia*
Pyrola secunda	*Solidago Virga-aurea*
Pyrola rotundifolia	*Hieracium sabaudum*
Lathyrus montanus	*Hieracium murorum*
Melampyrum pratense	*Stachys officinalis*
Maianthemum bifolium	

4. Espèces neutrophiles tolérant une faible acidité:

Crataegus Oxyacantha	*Polygonatum multiflorum*
Crataegus monogyna	*Melittis melissophyllum*
Rosa arvensis	*Potentilla sterilis*
Acer campestre (buisson)	*Anemone nemorosa*
Ilex aquifolium	*Primula vulgaris*
Euphorbia dulcis	

Il va sans dire que cette classification n'est pas rigoureuse; elle doit être interprétée pour les raisons suivantes:

No	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
pH A_1	3,9	4,5	4,8	4,9	4,9	5,0	5,2	5,2	5,4	5,4	5,5	5,5	5,6	5,6	5,6	5,7	5,8	6,1	6,1	6,2	6,4
Altitude	710	1075	520	690	930	1030	685	635	680	700	760	690	680	960	900	710	610	580	510	750	580
Exposition	S	S	SE	SE	SSE	S	SSE	SE	S	S	ESE	S	SE	ESE	ESE	SSE	SE	SSE	SE	SSE	S
Pente %	10	10	20	20	40	30	10	30	20	35	45	20	30	45	60	20	0	15	25	10	20
Pleurozium Schreberi	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Polytrichum juniperinum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Leucobryum glaucum	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Vaccinium Vitis-idaea	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Sorbus aucuparia	+	+	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Vaccinium Myrtillus	+	+	+	.	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
Lonicera nigra	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Galium rotundifolium	.	+	.	+	+	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.
Luzula Forsteri	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+
Hedera Helix	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+
Veronica Chamaedrys	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	.	+
Vicia sepium	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+
Carex flacca	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	+	+	.
Poa nemoralis	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+
Lonicera Xylosteum	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	+	+	+	+
Crataegus Oxyacantha	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	+	+	+	+
Crataegus monogyna	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	+
Rosa arvensis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	+	+	.	+
Acer campestre	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.
Euphorbia dulcis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.
Polygonatum multiflorum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.
Potentilla sterilis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	.	+
Melittis Melissophyllum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+
Anemone nemorosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+
Primula vulgaris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+

a) Il est impossible que les surfaces choisies pour les relevés de végétation soient homogènes au point que 100 ou 200 m² aient exactement le même pH, ce qui peut expliquer certaines anomalies du tableau.
b) Les facteurs écologiques peuvent se combiner au point de faire varier la tolérance d'une espèce à l'acidité, même dans le cadre d'une seule et même association, aussi strictement limitée soit-elle.
c) Il ne nous échappe pas que l'acidophilie apparente est, partiellement du moins, la conséquence de la concurrence entre espèces plus ou moins tolérantes envers le pH du sol.

Quoi qu'il en soit, nos observations permettent de préciser l'écologie de quelques espèces forestières d'Europe centrale, du moins leur dépendance vis-à-vis du pH du sol.

IV. CARICI-FAGETUM

Hêtraie à Laiches. Seggen-Buchenwald

L'association a été décrite, sous ce nom ou sous d'autres dénominations, par Stamm (1948), Etter (1943, 1947), Moor (1945, 1952), v. Rochow (1951), Lohmeyer (1953), Tüxen (1955), Oberdorfer (1957).

Le Carici-Fagetum possède une amplitude écologique assez étendue. Il colonise aussi bien les sols carbonatés humiques sur éboulis calcaires (sous-ass. à *Carex alba*) que les terres brunes sur moraines mixtes (sous-ass. légèrement acidophile à *Carex montana*). Pour faciliter la vue d'ensemble et la comparaison, nous décrirons brièvement les deux sous-associations jurassiennes principales, bien que la première ne fasse pas partie de notre sujet.

1. *Physionomie.* — Dans le Carici-Fagetum, la dominance du hêtre n'est pas aussi exclusive que dans le Fagetum silvaticae ou le Melampyro-Fagetum. Chêne rouvre, érable à feuilles d'obier, alisier blanc, alisier torminal et sapin sont disséminés. Le sapin n'y devient pas vieux; il est parasité par le gui et souffre de la sécheresse et les sapinières artificielles y sont en équilibre beaucoup plus précaire que dans le Melampyro-Fagetum. L'épicéa et le pin sylvestre sont plutôt rares, sans doute éliminés à la suite du traitement en taillis.

La richesse de la strate arbustive est caractéristique. Le hêtre ne se rajeunit pas en fourrés aussi étendus que dans le Fagetum ou le Melampyro-Fagetum. Le sapin est fréquent en sous-étage, par pieds isolés. Les alisiers, l'érable à feuilles d'obier, le chêne, l'érable champêtre sont disséminés, en particulier dans les clairières.

Ce sont les laiches qui déterminent l'aspect de la strate herbacée: tandis que *Carex flacca* est abondant partout, *Carex alba* et *Carex montana* sont

Tableau 3. Carici-Fagetum

No du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	Constance %		
Altitude m	710	750	755	760	785	820	600	615	630	645	650	660	745	765	820	910	935	970	970	990	1000	1000	1010			
Exposition	SE	SSE	S	SE	SE	ESE	SE	W	SE	WNW	SE	S	S	SE	SSE	S	S	SW	SSW	S	SE	SSW	ESE			
Pente %	60	40	10	50	45	60	25	15	20	30	10	30	10	35	10	45	35	40	40	60	45	50	40			
Surface m2	200	200	200	200	200	300	200	200	200	200	200	100	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200	200			
Recouvrement % Y	85	80	90	90	85	80	95	100	100	85	80	90	90	100	95	100	80	90	90	100	85	90	90			
✕	25	25	15	10	40	10	25	60	35	30	50	50	40	10	50	30	10	30	35	10	10	10	20			
4	20	70	80	25	25	60	30	60	30	60	75	50	75	50	95	50	90	75	75	90	90	90	70			
Sous-association	a) caricetosum albae						b) caricetosum montanae																	a	b	ass
Arbres																										
Fagus silvatica Y	4.4	4.4	4.3	4.4	4.4	4.3	5.5	5.5	4.3	5.5	4.4	5.5	4.3	5.5	5.5	4.3	4.3	4.4	4.3	5.5	5.5	4.2	5.4	100	100	100
✕	2.2	1.2	+.2	1.2	2.2	1.2	2.2	3.3	3.2	2.2	3.3	3.2	1.2	2.2	1.1	1.1	+.2	1.1	1.1	+.2	1.2	1.1	1.2			
4	+.1	+.1	2.1	1.1	1.2	2.1	1.1	+.1	2.2	+.1	+.1	1.1	1.1	2.2	3.2	1.1	1.1	2.1	2.2	2.1	1.1	+.1	+.1			
Abies alba Y	-	+.1	3.3°	-	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	1.1	(+)	-	(+)	1.1	-	-	-	(+)	2.1°	+.1	100	94	96
✕	r	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	(+)	-	r	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	2.2	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1			
4	-	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-	-	r	+.1	+.1			
Sorbus Aria Y	2.2	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	-	(+)	-	-	-	+.1	1.1	1.1	+.1	+.1	1.1	-	-	+.1	+.1	100	88	91
✕	1.1	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	r	+.1	+.1	-	+.1	+.1	1.2	1.1	1.1	2.1	2.1	+.1	-	1.1	+.1			
4	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	1.1	+.1	-	+.1	+.1			
Acer Opalus Y	2.1	-	+.1	2.2	1.2	2.2	-	-	-	-	+.1	-	1.1	1.1	-	2.1	1.1	+.1	1.1	+.1	-	1.2	+.1	100	88	91
✕	+.1	1.1	+.1	-	1.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	2.2	1.1	2.2	-	1.1	1.1	1.1	-	+.1	+.2	+.2			
4	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1	1.1	-	-	-	-	-	-	2.2	1.2	-	1.1	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1			
Quercus petraea Y	+.1	+.1	+.1	(+)	+.1	-	(+)	1.1	3.2	+.1	(+)	-	1.1	(+)	+.1	+.1	1.1	-	-	-	+.1	1.1	+.1	83	82	83
✕	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	r	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-			
4	-	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	r	-	-	-	-	r	-	-			
Acer campestre Y	-	r	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	83	76	78
✕	+.2	+.1	+.1	+.1	1.2	-	1.2	1.1	-	+.2	+.2	-	1.2	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1			
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-			
Picea Abies Y	-	-	1.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	2.1	-	1.1	-	-	-	-	-	83	76	78
✕	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	r	r	r	-	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1			
Sorbus torminalis Y	-	-	-	-	(+)	-	(+)	(+)	-	+.1	1.1	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	66	59	61
✕	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	-	r	+.2	+.1	-	+.2	+.1	+.1	-	+.2	-	-	-	-	+.1	-			
4	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Fraxinus excelsior ✕	-	-	-	-	-	-	1.1	1.2	r	+.1	-	+.1	-	-	+.1	2.1	-	+.1	1.1	1.1	-	-	-	33	59	52
4	-	-	+.1	-	r	-	2.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	1.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-			
Prunus avium ✕	-	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	-	33	53	39
4	-	1.1	-	-	r	-	1.1	-	r	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Sorbus aucuparia ✕	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	+.1	r	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	17	41	35
Pinus silvestris Y	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	r	-	-	-	+.1	+.1	-	-	1.1	(+)	-	-	-	-	29	22
Ulmus scabra ✕	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	+.1	-	-	33	18	22
Acer platanoides ✕	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	r	-	+.1	-	-	-	-	17	18	17
Tilia platyphyllos ✕	-	-	-	r	-	+.1	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33	6	13
Acer Pseudoplatanus Y	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	(+)	1.1	-	-	17	23	22
✕	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-			
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	1.1	2.1	1.1	-	-			
Arbustes																										
Rosa arvensis	+.1	1.2	+.1	+.1	1.1	+.2	1.2	2.1	+.1	+.2	1.2	+.2	+.1	+.1	+.2	+.1	+.2	+.2	1.1	+.1	1.2	-	1.1	100	94	96
Lonicera Xylosteum	+.1	1.1	+.2	1.1	1.2	+.1	+.1	1.2	+.1	1.2	+.1	+.1	-	+.1	2.2	2.1	+.1	2.2	2.2	+.2	+.1	+.1	+.1	100	94	96
Crataegus Oxyacantha	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.2	1.2	+.1	1.2	1.1	+.1	1.1	+.1	2.2	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	83	100	96
Daphné Mezereum	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	100	82	87
Viburnum lantana	+.1	+.1	(+)	+.1	+.2	-	+.1	+.1	(+)	+.1	+.1	-	+.2	-	+.2	+.1	+.2	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	83	82	83
Ligustrum vulgare	+.1	+.2	+.2	1.1	1.2	-	1.2	1.2	+.1	+.2	1.2	+.2	1.2	+.2	+.2	+.1	+.2	+.2	-	(+)	-	-	-	83	76	78
Crataegus monogyna	+.2	1.1	-	1.1	1.1	+.2	1.2	(+)	-	+.1	1.1	-	1.1	1.2	+.2	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	83	76	78
Viburnum Opulus	+.2	+.1	+.2	+.1	1.2	+.1	+.2	-	+.1	+.1	-	-	-	+.2	+.2	+.1	-	+.1	+.2	+.2	+.1	-	+.1	100	65	74
Coronilla Emerus	+.2	+.1	1.1	+.2	-	1.2	+.1	-	-	+.2	-	-	-	-	+.2	r	1.1	1.2	+.1	-	-	+.1	-	83	47	56
Ribes alpinum	r	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	(+)	(+)	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	83	41	52
Cotoneaster tomentosa	-	+.2	1.2	+.1	(+)	+.1	+.1	-	-	-	+.1	-	+.2	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	-	83	35	48
Cornus sanguinea	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	(+)	+.1	+.2	-	-	-	+.1	1.1	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	50	47	48
Corylus Avellana	+.1	+.1	+.1	+.2	+.2	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	+.1	r°	r	100	29	48
Ilex aquifolium	-	1.3	-	-	+.2	(+)	-	+.2	-	1.2	(+)	-	+.2	-	+.3	+.1	-	-	-	-	-	-	-	50	35	39
Juniperus communis	+.1	r	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	1.2	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	-	50	35	39
Lonicera alpigena	-	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	-	1.2	+.1	+.1	1.?	+.1	+.1	17	47	39
Pyrus malus + commun.	-	+.1	(+)	+.1	r	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	r	-	67	24	35
Rosa pendulina	r	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	1.1	+.1	33	35	35
Lonicera nigra	-	-	-	-	-	+.1	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1	-	+.1	+.1	+.1	17	35	30
Prunus spinosa	-	+.1	-	-	(+)	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	r	-	-	-	33	18	22
Berberis vulgaris	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	(+)	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	17	18	17
Rhamnus cathartica	-	-	r	r	-	-	+.1	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33	12	17
Espèces caractéristiques d'association																										
Cephalanthera Damasonium	+.1	+.1	(+)	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	(+)	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+	+.1	-	-	-	+.1	-	-	100	53	65
" rubra	+.1	-	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	1.1	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	83	41	52

Dentaria pinnata	-	-	-	-	-	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	-	-.2	-	-	-	-	-	-	-	29	22
Epipactis microphylla	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	17	12	13
Espèces caractéristiques d'ordre (Fagetalia)																										-	6	4
Phyteuma spicatum	+.1	+.1	(+)	1.1	+.1	1.1	+.1	2.1	+.1	2.1	(+)	+.1	(+)	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1					
Asperula odorata	+.1	1.1	+.2	1.2	1.2	2.2	2.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	+.2	+.2	+.2	+.2	-	+.1	+.2	+.2	1.2	1.2	100	100	100		
Viola silvestris + Riviniana	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	1.1	1.1	+.1	1.1	+.2	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	-	+.1	100	94	96		
Bromus Benekeni	-	+.1	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	r	+.1	+.1	+.1	1.1	-	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.2	67	94	87		
Euphorbia amygdaloid	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.2	83	82	83		
Euphorbia dulcis	-	+.1	-	-	+.1	1.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1		100	76	83		
Paris quadrifolia	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	r	+.1	-	-	+.1	r°	-	-	-	-		50	76	70		
Milium effusum	-	-	-	-	-	-	-	2.1	-	+.1	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-	35	26		
Carex silvatica	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	1.2	-	-	-	-	-	-		-	18	13		
Espèces caractéristiques de classe (Querco-Fagetea)																										-	18	13
Lathyrus vernus	+.1	+.1	+.1	-	1.1	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	1.1	83	100	96		
Convallaria majalis	1.2	1.2	1.1	1.2	2.2	1.2	+.1	-	-	+.1	+.2	-	+.1	1.1	-	(+)	+.1	1.1	-	-	+.2	+.2	+.2	100	65	74		
Carex digitata	+.1	+.2	+.2	+.1	1.1	1.2	+.2	+.2	-	+.1	+.1	-	+.1	1.1	+.2	-	-	-	-	-	-	-	+.1	100	47	61		
Hepatica nobilis	-	+.2	1.1	+.2	1.1	+.2	-	1.1	-	1.1	-	-	2.1	1.1	+.2	-	1.1	-	-	-	(+)	1.2	+.1	83	53	61		
Melica nutans	-	-	1.2	-	+.1	+.2	+.2	-	-	+.1	2.2	-	1.2	+.2	-	+.2	-	1.2	+.2	1.2	+.1	+.2	-	50	65	61		
Melica uniflora	-	+.1	-	+.2	+.2	1.2	+.2	2.2	-	2.2	1.2	-	1.2	1.2	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	+.2	67	53	56		
Galium silvaticum	-	-	-	-	+.1	+.2	(+)	2.1	-	+.2	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	+.2	1.1	+.1	33	47	43		
Anemone nemorosa	-	+.1	-	-	-	-	1.1	1.1	-	1.1	1.2	-	2.1	+.1	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	17	47	39		
Brachypodium silvat.	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	+.3	1.2	+.2	-	1.2	+.2	1.2	-	1.2	-	17	47	39		
Poa nemoralis	-	-	-	-	-	-	+.1	+.2	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.2	-	+.2	+.2	-	-	-	35	26		
Ranunculus nemorosus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	-	+.1	-	-	-	29	22		
Potentilla sterilis	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	24	17		
Compagnes																												
Carex flacca	2.3	1.2	(+)	2.3	2.2	3.4	+.2	-	1.2	1.2	+.2	1.2	1.2	2.2	2.2	2.3	-	1.2	+.2	3.2	2.2	1.2	1.2	100	88	91		
Hieracium murorum	+.1	+.1	-	+.1	2.1	+.1	+.1	1.1	+.1	1.1	2.1	1.1	1.1	+.1	+.1	+.1	2.1	+.1	-	-	+.1	2.1	2.1	83	88	87		
Platanthera bifolia	+.1	-	-	r	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	67	94	87		
Fragaria vesca	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	1.1	1.1	1.2	+.1	-	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	1.1	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	67	94	87		
Vicia sepium	-	+.2	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	83	76	78		
Hedera helix	+.1	+.1	2.2	+.1	+.1	+.1	1.2	+.2	+.1	+.1	1.2	-	+.1	-	+.1	-	+.2	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	100	71	78		
Solidago Virga-aurea	+.1	r	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	1.1	+.1	(+)	+.1	1.1	-	83	65	74		
Veronica Chamaedrys	-	-	-	-	-	+.1	+.1	2.2	1.2	+.2	+.1	+.1	1.1	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	-	+.2	17	76	61		
Primula vulgaris	-	1.1	+.1	+.1	+.2	1.2	-	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	83	47	56		
Ajuga reptans	-	+.1	-	-	-	-	+.2	+.1	(+)	+.1	-	-	+,2	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	-	17	65	52		
Helleborus foetidus	r	r	+.1	r	+.1	-	(+)	-	(+)	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	83	18	35		
Laserpitium latifolium	-	r	-	-	-	+.1	--	-	-	-	-	-	-	-	1.1°	(+)	+.1	+.1	(+)	-	-	+.1	-	33	35	35		
Galium mollugo	(+)	+.1	-	-	+.1	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.2	+.2	-	-	-	-	67	18	30		
Lathyrus pratensis	-	r	-	-	+.2	-	+.2	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1°	-	-	-	r	-	33	29	30		
Knautia silvatica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	1.1	+.1	r	+.1	r	-	-	41	30		
Calamagrostis varia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.3	1.2	-	1.2	-	2.3	4.4	2.2	1.2	-	41	30		
Heracleum Sphondylium	-	-	-	+.1°	-	-	-	-	-	r°	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1°	-	-	-	17	29	26		
Rubus sp.	-	-	+.1	-	-	-	-	+.2	-	-	+.1	r	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	--	-	17	29	26		
Rubus saxatilis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	1.1	+.1	r	-	+.1	-	-	29	22		
Melampyrum pratense	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.1	-	-	-	1.2	1.1	-	-	-	1.1	-	-	24	17		
Aquilegia vulgaris	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	24	17		
Polypodium vulgare	+.1	-	-	r	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-2	-	-	-	-	-	-	-	-	50	6	17		
Sesleria coerulea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	+.2	-	-	-	+.2	-	-	18	13		
Polygonatum verticill.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r	-	+.1	-	18	13		

Espèces ne figurant pas au tableau

No 2: Gentiana lutea, Epipactis atropurpurea. No 3: Taxus baccata arbuste. No 5: Campanula rapunduloides. No 6: Campanula rapunculoides. No 8: Oxalis acetosella, Lamium Galeobdolon, Polygonatum multiflorum, Pyrola rotundifolia. No 9: Vaccinium Myrtillus. No 10: Rosa sp. No 11: Hieracium sabaudum, Anthoxanthum odoratum. No 12: Carex humilis. No 13: Hieracium sabaudum, Dactylis glomerata. No 15: Vaccinium Myrtillus, Oxalis acetosella, Angelica silvestris, Taxus baccata arbuste, Sorbus Mougeotii. No 16: Helleborus foetidus, No 18: Bromus erectus, Gymnadenia sp., Dactylis glomerata, Carex ornithopoda, Rosa sp., Sorbus mougeotii. No 20: Populus tremula arbuste. No 22: Molinia coerulea, Anthoxanthum odoratum, Dactylis glomerata. No 23: Centaurea montana, Polypodium vulgare.

liés chacun à l'une des deux sous-associations auxquelles ils ont donné leur nom. Dès mars ou avril, la flore vernale donne à ces forêts claires leur cachet: ce sont d'abord *Hepatica nobilis, Anemone nemorosa* et *Primula vulgaris* qui égaient de leurs couleurs fraiches les sous-bois encore ternes. Avec un peu d'attention on découvre bientôt les épillets mâles des Laiches en pleine floraison. Peu après, ce sont *Lathyrus vernus* et *Asperula odorata*, suivis en juin par les Céphalanthères. Les mousses sont peu nombreuses, toujours étouffées par la fane de hêtre dont la décomposition est particulièrement lente. Dès la fin de l'été, ce sont les feuilles sèches des graminées et des laiches qui dominent.

2. *Composition floristique* (voir tableau de végétation N° 3). Les espèces caractéristiques d'association, *Cephalanthera Damasonium* et *Cephalanthera rubra*, sont très fréquentes à l'étage inférieur, mais deviennent rares au-dessus de 800 m d'altitude.

Dans le Jura central, *Melittis melissophyllum, Lathyrus niger, Coronilla Emerus, Campanula persicifolia* et *Polygonatum officinale* sont les espèces différentielles d'association.

Si l'on compare notre tableau avec l'association décrite par Moor dans le Jura septentrional, on voit que le caractère thermophile est encore plus accusé dans le Jura central: *Acer Pseudoplatanus* est remplacé par *Acer Opalus; Fraxinus excelsior* est moins fréquent et ne figure jamais dans la strate arborescente; *Sorbus torminalis* est plus abondant. *Lathyrus niger, Campanula persicifoia, Polygonatum officinale, Hepatica nobilis,* qui ne sont pas rares dans les peuplements du Jura central, n'existent pas dans ceux du Jura septentrional. Inversément, les montagnardes comme *Cardamine pentaphylla* et *Aconitum vulparia* qui font partie de l'association décrite par Moor, n'existent pas dans le Carici-Fagetum du Jura central. Plus on va vers le N, plus les espèces subméditerranéennes se localisent dans les stations extrêmes (Lithospermo-Quercetum), tandis que les montagnardes descendent plus bas.

Sous-associations

a) *Carici-Fagetum caricetosum albae.* — Ce groupement a été décrit par Moor (1952) sous le nom de Cariceto-Fagetum. *Carex alba, Mercurialis perennis, Cephalanthera longifolia* et *Tamus communis* en sont les différentielles. Ce sont des espèces héliophiles des sols rocailleux qui indiquent une affinité avec le *Seslerio-Fagetum* et *l'Aceri-Tilietum.*

b) *Carici-Fagetum caricetosum montanae.* — Ce groupement légèrement acidophile que nous présentons ici pour la première fois, est intermédiaire entre la sous-association à *Carex alba* des pentes purement calcaires et le *Melampyro-Fagetum* des moraines riches en éléments siliceux. *Carex montana, Festuca heterophylla, Luzula pilosa, Luzula luzuloides,*

Luzula Forsteri, Maianthemum bifolium, Stachys officinalis, Veronica officinalis et *Pyrola secunda* en sont les espèces différentielles.

Malgré la présence d'espèces différentielles communes aux associations du Luzulo-Fagion et à cette sous-association, celle-ci se rattache nettement au Carici-Fagetum par l'ensemble de sa composition floristique (voir tableau de végétation N° 3).

3. *Systématique.* — Carici-Fagetum est synonyme de: Querco-Carpinetum calcareum (Stamm, 1938; Etter, 1943); Fagetum caricetosum albae (Moor, 1945); Fagetum finicola (type) (Etter, 1947); Fagetum caricetosum digitatae (v. Rochow, 1951); Cariceto-Fagetum (Moor, 1952; Tüxen, 1955; Lohmeyer, 1953); Cephalanthero-Fagetum (Oberdorfer, 1957 p. p.).

La sous-association caricetosum albae est identique au Fagetum caricetosum albae (Moor, 1945) et au Cariceto-Fagetum (Moor, 1952). La sous-association légèrement acidophile caricetosum montanae s'apparente plutôt au Fagetum finicola (Etter, 1947), mais elle est plus riche en espèces thermophiles et acidophiles.

Au lieu de créer de nouvelles associations qui compliquent la systématique, il vaudrait peut-être mieux s'entendre sur un nom à donner à l'association principale et ne créer, autant que possible, que des sous-associations. Avec Moor, nous proposons de simplifier la nomenclature et de distinguer en Suisse:

Carici-Fagetum caricetosum albae	(optimum: Jura central)
Carici-Fagetum calcareum	(optimum: Jura tabulaire)
Carici-Fagetum finicola	(Préalpes, lisières du Plateau)
Carici-Fagetum caricetosum montanae	(optimum: Jura central et occidental)

D'autres sous-associations peut-être pour les groupements similaires végétant dans d'autres régions.

Comme la systématique phytosociologique est en plein développement, il est compréhensible que la nomenclature évolue en s'adaptant toujours mieux à l'état de nos connaissances. Toutefois une certaine rationalisation s'impose sur le plan international si l'on veut que la phytosociologie reste accessible au praticien qui en a besoin.

4. *Sol.* — Le sol du Carici-Fagetum caricetosum albae (= Cariceto-Fagetum) a été décrit brièvement par Etter (1943), puis étudié par Bach (1950) et Moor (1952). C'est un sol carbonaté humique plus ou moins développé, contenant peu de terre fine et peu d'argile. Il est riche en squelette exclusivement calcaire et n'est que peu ou pas décarbonaté. Il se dessèche facilement et s'enrichit, de ce fait, de concrétions de carbonates de

calcium (Kalkflaum). Issu d'éboulis ou de roche en place très dure, il est relativement jeune, bien aéré et ne présente pas d'horizon d'enrichissement en argile. La pente moyenne des stations étudiées par MOOR et BACH atteint 45 %. (Pour la description d'un profil, voir BACH, 1950.)

Le sol de la sous-association à *Carex montana* est plus riche en terre fine argileuse, plus profond. La terre fine est décarbonatée en surface. C'est un sol brun plus ou moins lessivé, présentant souvent, à peu de distance de la surface, une zone d'accumulation d'argiles de décalcification, de couleur rouille («Terra fusca») [16].

La roche mère est une moraine mixte [17], riche en matériel jurassien, avec concrétions de carbonate de calcium. Le profil contient du squelette calcaire jusqu'en surface. La pente moyenne des stations que nous avons étudiées n'est que de 32 %.

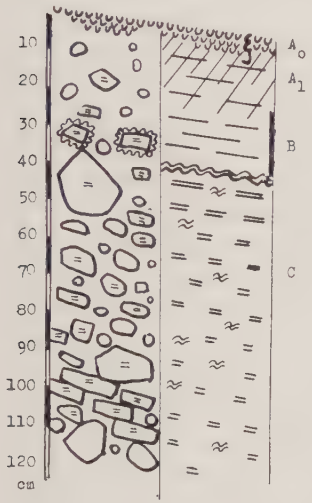


Fig. 4. Profil de sol du *Carici-Fagetum caricetosum montanae*

Le Maley. St. Blaise (NE). 650 m. Relevé N° 11 du tableau N° 3

A_0 La litière couvre 100 % de la surface en couche de 2 à 3 cm. Les feuilles mortes de 1 à 2 ans sont souvent agglomérées en couche feutrée, mal aérée, parfois collée au sol et mêlée de mycéliums blancs. Peu d'excréments de lombrics.

A_1 Horizon humeux. Terre fine grumeleuse, lehmeuse-argileuse (env. 25 % d'argile), de structure spongieuse. Grumeaux résistants à la pression. Par endroits grains de quartz lavés. Peu de squelette (calcaire et cristallin). La zone principale d'enracinement est concentrée en A_1. Activité biologique plutôt faible. Moins de vers et davantage d'arthropodes que dans le Melampyro-Fagetum. Couleur: gris-brun foncé. pH: 4,6. Pas de carbonates dans la terre fine. Transition diffuse avec l'horizon sous-jacent.

B Horizon compact, mal aéré. Terre fine argileuse, formée de grumeux stables, anguleux, revêtus d'une pellicule d'argile. Environ 30 % d'argile. Plus de 50 % de squelette où les calcaires dominent. Les blocs calcaires sont entourés d'une gangue d'altération. Peu de racines; les racines sont souvent concentrées dans la zone de contact avec l'horizon C. Couleur: brun-ocre. «Terra fusca.» pH: 5,8. Pas de carbonates dans la terre fine. Limite nette avec la roche mère sous-jacente. Terre fine décarbonatée jusqu'à 35 cm.

---

[16] La «terra fusca» (Kalksteinbraunlehm) serait un horizon fossile formé d'argiles provenant de la décarbonatation des horizons supérieurs (DUCHAUFOUR, 1956/57). Cet horizon se serait formé sous l'influence d'un climat très chaud (DUCHAUFOUR, communication orale).

[17] Contenant en moyenne 90 % de calcaires jurassiens et 10 % de roches cristallines et sédiments alpins.

C Roche mère. Moraine formée de limon, sable, gravier et blocs en proportion variable. 77 % de squelette (nous avons dénombré dans la fraction de 2 à 10 mm: 91 % de galets calcaires et 9 % seulement de galets cristallins); 23 % en poids de terre fine contenant 9 % d'argile et 52 % de carbonates. Nombreuses concrétions de carbonates de calcium. Peu de racines. Couleur: gris clair. pH: 8,3.

Bach (1950) signale déjà la variabilité des sols du Carici-Fagetum et prévoit qu'il faudra distinguer plusieurs sous-associations. Le sol de notre sous-association à Carex montana est caractérisé par sa forte teneur en terre fine et particulièrement en argile (dans l'acception granulométrique du terme) provenant de l'altération de la matrice calcaire de la moraine. Il est bien évident que les sols formés à partir d'une moraine seront plus riches en terre fine que ceux qui sont issus d'éboulis ou de roche en place. Et, puisque la vitesse de dissolution du calcaire croît en fonction inverse du diamètre des fractions de la roche mère (Bach, 1950), il est clair que sous le même climat un sol formé sur une moraine [18] sera plus profondément décarbonaté que celui qui est issu d'un simple éboulis, à plus forte raison de la roche en place. Enfin, un sol formé sur une moraine contenant beaucoup de composants cristallins sera encore plus profondément décarbonaté et plus acide (voir Luzulo-Fagetum) que celui qui est issu d'une moraine où ce sont les calcaires qui dominent.

5. *Répartition.* — Le Carici-Fagetum est l'association climacique qui végète, dans le Jura, sur les sols carbonatés humiques ou les terres brunes rendzinoïdes de l'étage submontagnard, avec une préférence pour les versants chauds. Il est remplacé sur les terres brunes sableuses et profondément décarbonatées par le Melampyro-Fagetum. Sa limite supérieure, qui n'atteint que 800 m dans le Jura septentrional, s'élève à 1000 m dans les stations bien exposées du Jura central.

La sous-association à *Carex alba* est une forêt peu productive, aux bois courts, localisée sur les sols carbonatés humiques superficiels, tandis que la sous-association à *Carex montana,* plus mésophile, colonise les sols bruns issus de moraines calcaires et mixtes.

6. *Sylviculture.* — C'est une station bien peu productive que celle du Carici-Fagetum caricetosum albae et le forestier ferait bien de l'aborder avec le respect qu'il accorde instinctivement au Seslerio-Fagetum, et au Lithospermo-Quercetum, ses voisins! C'est le jardinage par pieds isolés ou par petits groupes qui correspondra le mieux à la nature de cette forêt. Nous avons vu (p. 42) que le sol était très superficiel et excessivement pauvre en eau disponible pour la végétation. Il serait difficile d'améliorer le rendement des forêts de ce type; tout au plus pourrait-on essayer l'introduction du pin d'Autriche ou du pin sylvestre en conservant les essences spontanées, en particulier les alisiers qui sont d'excellents pionniers.

[18] Même si cette moraine ne contient pas de matériaux cristallins de provenance alpine.

Les stations plus productives de la sous-association à *Carex montana* supporteront des interventions plus énergiques: le forestier pourra agir ici par surfaces plus étendues; le jardinage par groupes ou le traitement par coupes successives et progressives se justifient l'un et l'autre, à condition de ne pas laisser au sapin blanc la possibilité de former des peuplements trop étendus. Nous verrons (p. 63) que, malgré sa teneur élevée en argile, le sol risque de se dessécher. C'est précisément dans la zone de répartition du Carici-Fagetum que les dégâts dûs à la sécheresse furent les plus élevés pendant les années 1945 à 1950 (de Coulon, 1949). Pour remplacer le sapin dans les stations où il a séché, il serait facile d'introduire le pin sylvestre ou le pin d'Autriche, voire même une race d'épicéa de basse altitude. Pour le mélèze, les sols de la Hêtraie à Laiches sont moins propices que ceux de la Hêtraie à Luzules, à cause de la compacité des horizons supérieurs; toutefois, il vaudrait la peine de propager cette essence précieuse dans les parties les plus fertiles, en particulier dans les zones de transition avec le Melampyro-Fagetum. Nous savons bien que les moraines du pied du Jura ne sont plus les mêmes que celles qui, dans les Alpes, sont colonisées par le mélèze, mais elles ont encore des facteurs communs dont il faut tenter de tirer le meilleur parti.

Localisation des relevés du tableau N° 3. Carici-Fagetum

No	Lieu, Commune	Canton	Carte	Coordonnées
1	La Grande Côte. St. Blaise	NE	CN 1144	565160/209100
2	Côte d'Hauterive. Hauterive	NE	CN 1144	563750/207760
3	Plaines Roches. Pierre à Bot. Neuchâtel	NE	CN 1144	559680/206210
4	La Grande Côte. St. Blaise	NE	CN 1144	564560/208530
5	Côte d'Hauterive. Hauterive	NE	CN 1144	563960/208030
6	La Grande Côte. St. Blaise	NE	CN 1144	565860/210280
7	Les Forêtalles s/Voens. St. Blaise	NE	CN 1144	565900/209300
8	Roches de Châtoillon. St Blaise	NE	CN 1144	566740/209460
9	Le Trembley. Peseux	NE	CN 1164	558030/204620
10	Roches de Châtoillon. St. Blaise	NE	CN 1144	566970/209870
11	Le Maley. St Blaise	NE	CN 1144	566400/210240
12	Le Trembley. Peseux	NE	CN 1164	558140/204940
13	Bois l'Abbé s/La Coudre. Neuchâtel	NE	CN 1144	563620/207620
14	La Grande Côte. St. Blaise	NE	CN 1144	566210/210600
15	La Nantillière. Rochefort	NE	CN 1164	551400/202560
16	Les Chaumes s/Prépunel. Rochefort	NE	CN 1164	550160/202320
17	Côte d'Hauterive. Hauterive	NE	CN 1144	563830/208320
18	Montauban. Brot-Dessous	NE	CN 1163	547620/201160
19	Forêt de Fretereules. Brot-Dessous	NE	CN 1163	547880/201360
20	Les Chaumes/Prépunel. Rochefort	NE	CN 1164	550100/202480
21	La Grande Côte. Sentier Dardel. St. Blaise	NE	CN 1144	565370/210100
22	La Grande Côte. Poët Sentier. Cornaux	NE	CN 1144	566130/211070
23	La Grande Côte. Poët Sentier. St. Blaise	NE	CN 1144	565940/210940

V. COMPARAISON ENTRE LES ASSOCIATIONS DU LUZULO-FAGION ET LE CARICI-FAGETUM

Introduction. — Sur le versant sud-est du Jura, les associations du Luzulo-Fagion (Melampyro-Fagetum et Luzulo-Fagetum) occupent un territoire qui s'étend de 500 à 1150 m d'altitude et qui correspond à l'extension altitudinale du Carici-Fagetum, du Fagetum silvaticae et d'une partie de l'Abieti-Fagetum. Les associations du Luzulo-Fagion végètent exclusivement sur les moraines mixtes [19] tandis que les unités de l'Asperulo-Fagion et du Cephalanthero-Fagion (Carici-Fagetum caricetosum albae, Fagetum silvaticae, Abieti-Fagetum) dont les stations furent décrites par Bach (1950) sont toutes localisées sur des éboulis de pente ou de la roche en place provenant de sédiments du Jurassique ou du Crétacé dont la teneur en carbonate de calcium va jusqu'à 98 %.

Quant à la sous-association légèrement acidophile du Carici-Fagetum (à *Carex-montana*), si elle se rattache nettement au Cephalanthero-Fagion par sa composition floristique, elle offre tout de même des traits communs avec le Luzulo-Fagion: par exemple la présence d'espèces différentielles acidophiles. Puisque ce groupement végète sur des moraines, comme le Melampyro-Fagetum et le Luzulo-Fagetum, on pouvait se demander si ce n'était pas le climat qui déterminait la station du Carici-Fagetum caricetosum montanae et qui la différenciait de celle du Melampyro-Fagetum. Le climat de la première ne serait-il pas, par exemple, plus chaud que celui de la seconde? Or, le levé de la carte phytosociologique des forêts du Jura neuchâtelois nous a montré que ce n'était pas le climat qui régissait la répartition de ces deux groupements, car ceux-ci peuvent végéter côte à côte, voire même en mosaïque, dans des conditions d'exposition, de pente et de climat analogues. Force nous est donc de rechercher dans le sol les facteurs écologiques décisifs [20].

Lorsque, dans ce chapitre, nous parlerons du Carici-Fagetum sans préciser, il s'agira toujours de la sous-association légèrement acidophile à *Carex montana,* car la sous-association à *Carex alba* est si bien différenciée par sa roche mère (éboulis de pente ou roche en place), par son sol (carbonaté humique plus ou moins rendzinoïde), et par sa composition floristique (absence d'espèces acidophiles), qu'une comparaison directe avec les groupements du Luzulo-Fagion naurait guère de sens.

Nous nous proposons d'examiner, dans ce chapitre, les différences entre les associations du Luzulo-Fagion d'une part et le Carici-Fagetum caricetosum montanae d'autre part,

---

[19] Composées de roches cristallines et calcaires de provenance alpine et jurassienne.

[20] Une étude du climat du sol, comme celle que nous avons entreprise au Creux du Van (voir p. 99), contribuerait à élucier cette question. Faute de temps, nous n'avons pu étudier qu'un aspect du problème.

1. sur le plan économique
2. sur le plan écologique
3. sur le plan pétrographique.

1. *Aspect économique du problème.* — Nous avons choisi pour la comparaison deux surfaces parfaitement homogènes au point de vue floristique. Toutes deux sont boisées d'anciens taillis en conversion par vieillissement. Il s'agit des divisions 12 et 13 de la forêt du Devens de la Paroisse de Saint Aubin et des divisions 1 et 2 de la forêt cantonale du Trembley, sur Saint Blaise. Ces deux forêts sont situées entre le lac de Neuchâtel et le Jura proprement dit.

Nous examinerons d'abord les caractères de la productivité. Comme l'aménagement forestier se base dans les deux cas sur la méthode du contrôle, avec inventaire intégral périodique, les résultats de la page 48 peuvent être considérés comme sûrs, d'autant plus qu'ils se rapportent à une période relativement longue.

Toutes les valeurs importantes sont nettement en faveur du Melampyro-Fagetum:

l'augmentation annuelle du cube de l'arbre moyen (+ 23 %)
la hauteur moyenne des peuplements (+ 19 %)
l'accroissement annuel (+ 65 %!).

Nous sommes en présence de deux forêts qui, pour le profane, ne se distinguent guère l'une de l'autre: deux anciens taillis, avec des arbres courts, aux fûts sinueux et obliques et dont le houppier occupe la bonne moitié de la hauteur totale. Mais pour le forestier, il est hors de doute qu'il s'agit de deux stations différentes dont les peuplements requièrent un traitement sylvicole différent et qui représentent une valeur intrinsèque différente:

Les peuplements du Melampyro-Fagetum analysés ici sont très uniformes et pauvres en essences. La régénération du hêtre s'installe sur de grandes surfaces avec une exubérance telle que seul le sapin parvient à se maintenir par pieds isolés en sa compagnie. Pour conserver le chêne rouvre [21], le forestier doit consentir d'importants sacrifices parmi les hêtres et les sapins. Les essences feuillues secondaires, telles que les érables et les alisiers, manquent totalement.

Les peuplements du Carici-Fagetum analysés ici sont au contraire plus riches en essences, malgré la forte dominance du hêtre. Les essences secondaires telles que l'alisier blanc, l'alisier torminal, l'érable à feuilles d'obier et le chêne rouvre s'installent comme pionniers dans les clairières. Les peuplements sont moins denses et la régénération du hêtre est moins exubérante que dans le Melampyro-Fagetum. Le sapin est fréquent, surtout

[21] La forte proportion de chêne figurant au tableau est en grande partie le résultat d'une protection systématique de cette essence depuis 30 ans.

Association naturelle	Melampyro-Fagetum			Carici-Fagetum caricetosum montanae		
Forêt	Le Devens div. 12 et 13			Le Trembley div. 1 et 2		
Peuplement	Ancien taillis de hêtres en vieillissement, chênes disséminés. Recouvrement 100 %. Arbres de forme tourmentée. Fourrés denses de hêtres, sapins isolés en sous-étage. Pas de buissons, pas d'alisiers, pas d'érables. Quelques sapins.			Ancien taillis de hêtres en vieillissement, avec alisiers, érables à f. d'obier, chênes disséminés. Recouvrement 80-90 %. Arbres de forme très tourmentée, fûts souvent obliques. Buissons nombreux; recrû de hêtre, feuillus divers et sapin.		
Altitude	725 m			690 m		
Orientation	SE			SE		
Pente	25 %			23 %		
Sol	Sol brun lessivé, sableux, profond. Peu de squelette, celui-ci surtout silicieux.			Sol brun argileux superficiel, très riche en squelette calcaire.		
Surface	16,44 ha			17,08 ha		
Années	1920/21	1950/51	diff. 30 ans	1917/18	1949/50	diff. 32 ans
n. de tiges/ha	470	330	–140	341	277	–64
Cube/ha (sv)	185	204	+19	111	146	+35
Arbre moyen (sv)	0,39	0,62	+0,23	0,33	0,53	+0,20
Augmentation du cube de l'arbre moyen par an (sv)	0,0076			0,0062		
Hauteur moyenne du peuplement 1957 (30 mesures)	19,8 m			16,6 m		
Années	1950/51			1949/50		
Proportion des essences en cube						
Hêtre	72,0 %			91,0 %		
Chêne	23,0 %			3,6 %		
Alisier, érable	0,0 %			2,5 %		
Résineux	5,0 %			2,5 %		
Années	1928/1950 = 22 ans			1924/1949 = 25 ans		
Accroissement du mat. init. par ha et par an (sv)	4,03			2,74		

en sous-étage ou dans l'étage intermédiaire. Il résiste mal aux périodes de sécheresse.

2. *Aspect pédologique du problème.* — Pour la comparaison sur le plan pédologique, le choix des profils revêtait une importance particulière. Nous avions donc à choisir, à la même altitude, un profil de Carici-Fagetum caricetosum montanae et un profil dans l'une des deux associations du Luzulo-Fagion.

Le profil du Carici-Fagetum fut choisi dans la forêt cantonale du Trembley sur Saint Blaise (Neuchâtel), à 650 m d'altitude, en exposition Sud-Est, dans un ancien taillis en conversion.

Pour souligner que l'optimum du Carici-Fagetum se situe dans le même étage de végétation que celui du Melampyro-Fagetum, nous eussions dû choisir le second profil dans cette dernière association. Mais nous avons préféré nous laisser guider par la qualité d'un profil bien représentatif de la moyenne du Luzulo-Fagion et celui-ci s'est trouvé être situé à la limite inférieure du Luzulo-Fagetum [22], dans la forêt communale de Boudry (Neuchâtel), à 640 m d'altitude. en exposition Est, dans une futaie mélangée de hêtres et sapins. Dans ce chapitre, nous considérerons donc le profil de Luzulo-Fagetum de la forêt de Boudry comme représentatif des sols du Luzulo-Fagion en général (y compris Melampyro-Fagetum).

Sous la direction du Dr. Felix Richard, nous avons procédé, à l'Institut fédéral de recherches forestières de Birmensdorf-Zurich, à une série d'analyses qui nous ont permis de mettre en valeur certains facteurs différentiels importants dans la constitution physique des sols.

a) Stabilité des grumeaux (voir Fig. 5). —

Nous avons toujours constaté empiriquement que l'horizon A des sols du Luzulo-Fagetum était composé d'un mélange de grains de quartz lavés et de grumeaux de terre fine peu résistants, tandis que celui du Carici-Fagetum était caractérisé par des grumeaux durs. Pour en avoir la preuve, nous avons examiné la quantité et la stabilité des grumeaux dans nos deux stations. Nous avons analysé des échantillons de 50 gr de terre [23] passée au tamis de 6 mm, en ayant soin de ne pas détruire les grumeaux. Après avoir laissé tremper les échantillons pendant 60 minutes dans l'eau, nous les avons soumis pendant 30 minutes à un mouvement mécanique de va et vient sous l'eau, dans un système de tamis à mailles de plus en plus fines. Après dessication et élimination des pierres dont le diamètre est supérieur à celui des mailles du tamis respectif (ceci pour

[22] Nous avons déjà relevé à la p. 25 que les différences entre les sols du *Melampyro-Fagetum* et ceux du *Luzulo-Fagetum* ne dépassaient pas l'amplitude de variation constatée dans le cadre de l'un des deux groupements.

[23] 6 mesures par prélèvement.

avoir le poids des grumeaux véritables, et non celui des pierres), nous avons pesé chaque fraction. Les courbes cumulatives du graphique Fig. 5 traduisent ce que tout observateur aurait remarqué au cours du creusage des profils: les grumeaux sont toujours plus stables dans les sols argileux peu acides du Carici-Fagetum que dans les sols sableux et acides du Luzulo-Fagetum. Malgré leur pH légèrement plus bas, les deux horizons A ont des grumeaux plus stables que les horizons B respectifs, ce qui peut s'expliquer entre autres par leur teneur en humus.

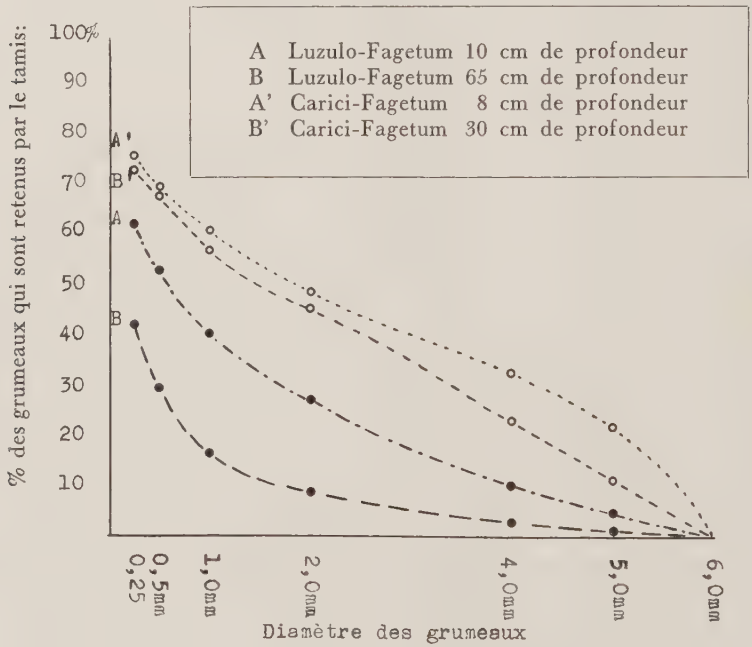
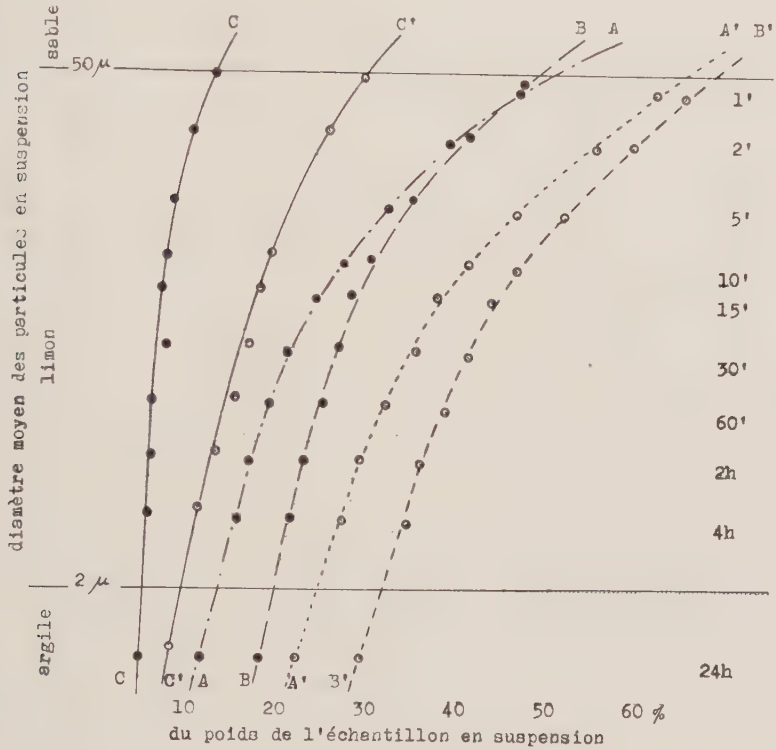


Fig. 5. Stabilité et diamètre des grumeaux
de 0,25 à 6,0 mm
en % du poids total de l'échantillon

b) Analyse granulométrique (texture) de la terre fine (voir graphiques fig. 6 et 7). —

Nous avons utilisé la méthode densimétrique basée sur la relation existant entre la vitesse de sédimentation et le diamètre des particules en suspension dans un liquide (loi de Stokes). Dans les échantillons de terre passée au tamis de 2 mm nous avons brûlé l'humus avec de l'eau oxygénée à 32 % et obtenu une dispersion totale par adjonction d'une solution d'hexametaphosphate de Sodium (Calgon). Des échantillons de 40 gr de terre ad-

ditionnée d'eau distillée furent agités pendant 24 heures, puis versés dans des cylindres étalonnés de 1000 cm³. Dans chaque cylindre nous avons mesuré la densité de la suspension à l'aide d'un aréomètre après 1, 2, 5, 10, 15, 30 minutes, 1, 2, 4 et 24 heures de décantation. Un tableau spécialement conçu pour ce type d'analyse nous a fourni, pour chaque lecture de densité: a) le poids des particules encore en suspension dans l'eau (en % du poids total de l'échantillon), b) le diamètre moyen (en μ) de ces particules en suspension.



A Luzulo-Fagetum 10 cm de profondeur
B Luzulo-Fagetum 65 cm de profondeur
C Luzulo-Fagetum 125 cm de profondeur
A' Carici-Fagetum 8 cm de profondeur
B' Carici-Fagetum 30 cm de profondeur
C' Carici-Fagetum 110 cm de profondeur

Fig. 6. Courbes granulométriques de la terre fine < 2 mm

Chaque point du graphique Fig. 6 correspond à une lecture de densité, c'est-à-dire à un poids de particules d'un certain diamètre moyen. La diminution plus ou moins rapide du poids et du diamètre des particules en suspension en fonction du temps, correspond au spectre granulométrique de chaque échantillon. Par exemple, l'horizon C du Luzulo-Fagetum n'a

plus que 12 % de particules d'un diamètre moyen de 50 μ après 1 minute de décantation, tandis que le même horizon du Carici-Fagetum en a encore 29 % d'un diamètre moyen de 49 μ.

Les courbes obtenues sont caractéristiques et permettent d'établir la proportion des trois principales classes de diamètres des particules:

sable (diamètre entre 50 μ et 2000 μ)
limon (diamètre entre 2 μ et 50 μ)
argile (diamètre inférieur à 2 μ)

et de situer chaque échantillon dans un système granulométrique conventionnel:

Association Horizon	Sable	Limon	Argile	Total	Nom
Luzulo-Fag.					
A. 5- 15 cm.....	50,0	37,5	12,5	100,0	lehm (sableux)
B. 60- 70 cm.....	52,0	29,0	19,0	100,0	lehm (argileux-sableux)
C. 120-130 cm.....	88,0	7,5	4,5	100,0	sable
Carici-Fag.					
A. 3- 13 cm.....	35,0	41,0	24,0	100,0	lehm (argileux)
B. 22- 32 cm.....	32,0	37,0	31,0	100,0	lehm argileux
C. 100-115 cm.....	71,0	20,0	9,0	100,0	lehm sableux

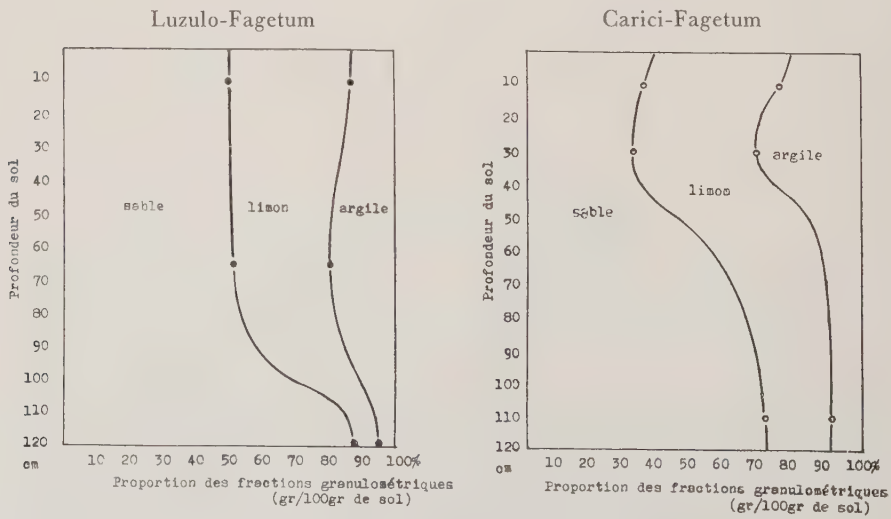


Fig. 7. Granulométrie de la terre fine en fonction de la profondeur du profil

Le profil du Luzulo-Fagetum est caractérisé par une forte teneur en sable dans tous les horizons, par une faible proportion d'argile (avec enrichissement en B) et par sa grande profondeur physiologique [24] (environ 100 cm). Celui du Carici-Fagetum caricetosum montanae est beaucoup plus riche en argile et en limon, mais plus pauvre en sable; sa profondeur physiologique est faible (environ 40 cm).

c) Porosité et teneur en eau disponible pour la végétation (Fig. 8, 9, 10). —

Nous avons commencé par déterminer la densité apparente, ϱ_a, de chaque échantillon (poids de 1 litre de sol [25] séché à 105°) puis le volume total des pores:

$$V_p = (1 - \frac{\varrho_a}{\varrho_r}) \cdot 1000 \text{ en cm}^3 \text{ } H_2O \text{ par litre de sol}$$

ϱ_a = densité apparente du sol (gr/cm³)
ϱ_r = 2,61 densité réelle de SiO_2 [26]

Densité apparente et volume total des pores

Association Horizon	Densité ϱ_a (gr/cm³)	Volume des pores V_p (cm³/litre de sol)
Luzulo-Fagetum		
A. 5- 15 cm	1,08	587
B. 60- 70 cm	1,58	393
C. 120-130 cm	1,97	250
Carici-Fagetum		
A. 3- 13 cm	1,19	546
B. 22- 32 cm	1,42	457
C. 100-115 cm	1,93	260

Toutefois, le volume des pores seul n'exprime rien de décisif quant à la teneur d'un sol en eau et en air, c'est pourquoi nous avons déterminé la répartition des différentes catégories de pores:

pores grossiers $> 8{,}5\ \mu$ contenant de l'air [27],

[24] Profondeur atteinte par les racines.
[25] Prélevé à l'aide d'un cylindre de Burger de façon que la structure naturelle soit conservée.
[26] Valeur que l'on admet constante pour les sols sans humus.
[27] Valable pour notre climat tempéré et pour des sols présentant des conditions de drainage normales (sans horizon imperméable).

pores moyens, entre 0,2 et 8,5 μ contenant l'eau disponible pour les plantes,
pores fins $<$ 0,2 μ contenant l'eau inutilisable pour les plantes,

en appliquant au sol des pressions de plus en plus élevées pour chasser l'eau retenue dans les pores, selon les méthodes et avec les appareils décrits par F. Richard (1955) et F. Richard et J. Beda (1953). A une pression donnée correspond un certain diamètre limite de pores tel que tous les pores dont le diamètre est supérieur à cette limite sont vides et tous ceux dont le diamètre est inférieur sont encore saturés d'eau.

La représentation graphique de la teneur en eau en fonction de la pression, depuis la saturation jusqu'à l'état sec, nous donne la courbe du potentiel capillaire (Sorptionskurve) (Fig. 8). A chaque sol correspond une courbe caractéristique. Ainsi un sol sableux contenant de nombreux pores grossiers retiendra l'eau avec moins de force qu'un sol argileux contenant surtout des pores fins. Mais c'est surtout la structure secondaire ou macrostructure (c'est-à-dire la proportion des grumeaux) qui définit le potentiel capillaire, davantage que la texture granulométrique pure ou microstructure.

La quantité d'eau à disposition des plantes est limitée par deux valeurs caractéristiques:

1. La capacité normale (capacité de rétention, humidité équivalente, Feldkapazität) qui est la teneur en eau d'un sol normalement drainé, qui s'établit automatiquement 2 ou 3 jours après une forte pluie (c'est-à-dire après saturation) lorsque l'eau retenue dans les pores grossiers a été drainée par la force de gravitation. C'est un état d'équilibre. Cette capacité normale est exprimée en gr d'eau par 100 gr de sol. Dans n'importe quel sol en état de capacité normale l'eau est retenue avec une force de rétention égale ou supérieure à $^1/_3$ d'atmosphère environ [28]. Ainsi l'eau qui subsiste dans un sol drainé par une pression de $^1/_3$ at. représente cette capacité normale. Cette quantité d'eau peut naturellement varier selon la répartition des pores par catégorie de diamètres: elle est plus élevée pour un sol riche en pores fins et moyens que pour un sol à pores grossiers.

2. Le point de flétrissement permanent qui correspond à la teneur en eau d'un sol au-dessous de laquelle toute plante flétrit d'une façon irréversible parce que la force de rétention du sol est trop élevée. Dans n'importe quel sol ayant atteint le point de flétrissement permanent l'eau est retenue avec une force minimum de 15 à 16 atmosphères.

---

[28] Cette force est exprimée au moyen de la notation pF qui est le logarithme de la force de rétention (en cm de colonne d'eau) de l'eau dans le sol. Capacité normale: 0,345 atu = 345 cm de colonne d'eau. pF à la capacité normale = 2,54. (F. Richard et J. Beda, 1953).

L'eau qui subsiste représente le point de flétrissement permanent (exprimé en gr d'eau par 100 gr de sol). Cette valeur peut évidemment varier parallèlement à la teneur du sol en pores fins.

La végétation ne peut pratiquement utiliser que l'eau retenue dans le sol par une force de rétention inférieure au point de flétrissement permanent et supérieure à la capacité normale (puisque, après quelques jours de sécheresse, l'eau retenue par des forces plus faibles est drainée dans le sous-sol). C'est ce qu'on appelle l'eau disponible. Celle-ci (exprimée en gr d'eau par 100 gr de sol) correspond donc à la différence entre la capacité normale et le point de flétrissement permanent. Elle est fournie par les pores moyens.

Dans les sols à drainage insuffisant, il est clair que la capacité normale et l'eau disponible dépendent de la perméabilité de l'horizon le plus compact.

Pour que la teneur en eau d'un sol ait une signification écologique, il faut qu'elle soit comparée à la force de rétention dans le sol. La courbe du potentiel capillaire (Fig. 8) et le tableau suivant nous renseignent sur la répartition des catégories de pores dans le sol.

Teneur en eau en fonction de la pression (gr H_2O/100 gr sol)

	Teneur en eau du sol soumis à une pression de at:							
	0,020	0,040	0,080	0,160	0,345 C.N.	0,690	15,00 P.F.P	Eau dispon. C.N—P.F.P
Luzulo-Fagetum								
A. 5-15 cm	33,6	29,5	26,4	22,7	21,9	19,3	8,2	13,7
B. 60-70 cm	22,5	20,3	18,6	16,4	16,4	14,9	8,9	7,5
Carici-Fagetum								
A. 3-13 cm	34,9	33,7	32,9	29,8	28,5	27,1	13,3	15,2
B. 22-32 cm	27,6	26,5	25,9	25,3	24,8	24,0	13,5	11,3
	Taux de saturation [29] (en % du volume des pores)							
Luzulo-Fagetum								
A. 5-15 cm	62	59	49	42	40	35	15	25
B. 60-70 cm	90	81	75	66	66	60	36	30
Carici-Fagetum								
A. 3-13 cm	76	74	72	65	62	59	29	33
B. 22-32 cm	86	82	80	78	77	75	42	35

[29] Pour obtenir le taux de saturation, il faut calculer la teneur en eau d'un litre de sol (multiplier la teneur en eau de 100 gr de sol par la densité ϱ_a et par 10) et la rapporter au volume total des pores (diviser par V_p).

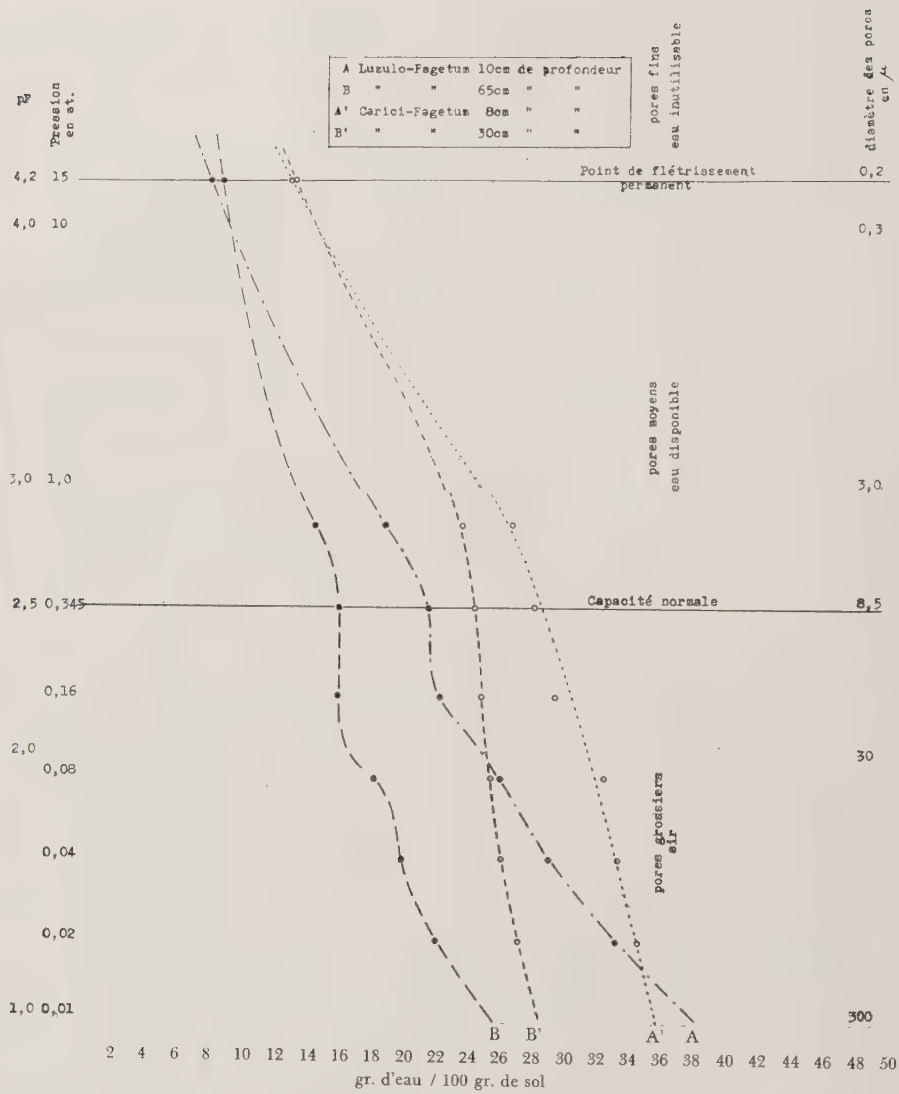


Fig. 8. Courbes du potentiel capillaire

Les pores grossiers sont ceux qui retiennent l'eau avec une pression égale ou inférieure à 1/3 at.; leur volume est donc le complément à 100 % du taux de saturation du sol en état de capacité normale.

Les pores fins sont ceux qui retiennent l'eau avec une force égale ou supérieure à 15 at.; leur volume correspond donc au taux de saturation du sol au point de flétrissement permanent.

Les pores moyens contenant l'eau disponible pour les plantes correspondent à la différence:

Taux de saturation à la C. N. — taux de saturation au P. F. P.

Le tableau suivant nous donne une vue d'ensemble des conditions de porosité des deux sols étudiés:

Station	Profondeur	Densité	Volume des pores	Volume du sol	Pores grossiers	Pores moyens	Pores fins
	cm	gr sol/ cm^3	cm^3/litre de sol V_p	cm^3/ litre V_s	en % de V_p (en % du volume total cm^3 H_2O/litre de sol)		
Luzulo-	5- 15	1,08	587	413	60(352)	25(147)	15 (88)
Fagetum	60- 70	1,58	393	607	34(134)	30(118)	36(141)
	120-130	1,97	250	750	—	—	—
Carici-	3- 13	1,19	546	454	38(208)	33(180)	29(158)
Fagetum	22- 32	1,42	457	543	23(105)	35(160)	42(192)
	100-115	1,93	260	740	—	—	—

LUZULO-FAGETUM

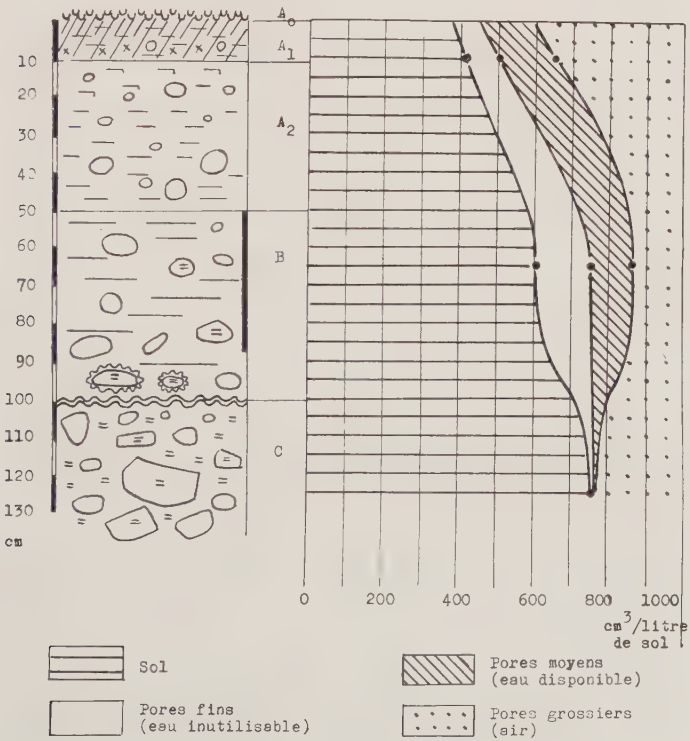


Fig. 9. Répartition des catégories de pores (en % du vol. total) en fonction de la profondeur du profil (cm^3/litre)

CARICI-FAGETUM

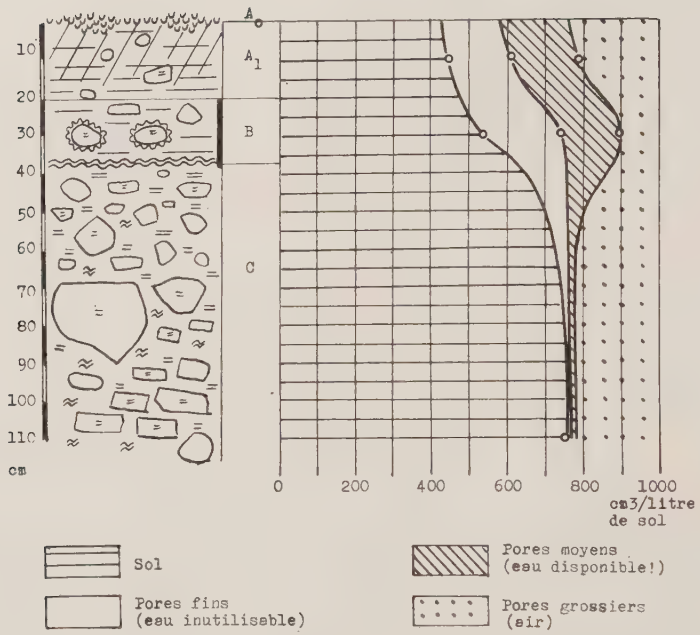


Fig. 10. Répartition des catégories de pores (en % du vol. total) en fonction de la profondeur du profil (cm³/litre)

Les graphiques fig. 9 et 10 qui illustrent le tableau ci-dessus doivent être interprétés de la manière suivante:

a) Pores grossiers: Les deux sols présentent des conditions de perméabilité normales. Celui du Luzulo-Fagetum a davantage de pores grossiers (+ 75 %) en A_1 que celui du Carici-Fagetum. Avec la profondeur son aération tend vers une valeur-limite plus ou moins constante. Celui du Carici-Fagetum par contre présente un minimum d'aération vers 30 cm et un drainage excessif de l'horizon C dès 40 cm.

b) Pores moyens: La proportion de pores moyens étant sensiblement plus grande dans le Carici-Fagetum, le sol de ce dernier serait mieux approvisionné en eau; mais il faut tenir compte de la profondeur physiologique du profil qui atteint 1 m dans le Luzulo-Fagetum et seulement 40 cm dans le Carici-Fagetum (voir ci-dessous). Compte tenu de cette profondeur physiologique, le volume total de l'eau disponible est deux fois plus élevé dans le Luzulo-Fagetum que dans le Carici-Fagetum. Dans les deux cas, l'approvisionne-

ment en eau à partir de l'horizon C est pratiquement nul par suite de l'absence de pores moyens.

c) Pores fins : Ils sont inutiles pour la végétation au double point de vue de l'aération et de l'approvisionnement en eau [30]. Les deux sols ont passablement de pores fins dont la proportion dépend probablement de la teneur en argile des horizons respectifs.

Pour pouvoir comparer le volume total d'eau disponible à l'accroissement par ha, nous devons donc multiplier le cube des pores moyens par m^3 de sol par la profondeur des horizons utilisés par les racines; nous rapportons ainsi le cube total d'eau disponible à l'unité de surface de forêt.

Eau disponible par m^2 de forêt et accroissement

Association Horizon	Epaisseur de l'horizon m	Pores moyens dm^3/m^3 de sol	Eau disponible litres/m^2 de forêt	Accroissement du M.I. sv/ha
Luzulo-Fagetum				
A	0,50	147	74,0	
B	0,50	118	59,5	
Total	1,00	265	133,5	4,03
Carici-Fagetum				
A	0,15	180	27,2	
B	0,25	160	40,0	
Total	0,40	340	67,2	2,74

Le tableau ci-dessus nous montre que le Luzulo-Fagetum dispose, par unité de surface de forêt, de deux fois plus d'eau que le Carici-Fagetum caricetosum montanae. La comparaison avec la sous-associatiation à Carex alba ferait apparaître une différence encore plus considérable. Si l'on compare la quantité d'eau disponible pour la végétation avec l'accroissement de la forêt (voir page 48), on constate que le Carici-Fagetum accuse un déficit de 50 % en eau disponible et de 32 % en accroissement par rapport au Luzulo-Fagetum.

Il semble donc que la quantité d'eau disponible pour la végétation soit, pour le Carici-Fagetum, un facteur écologique décisif.

Pour mieux illustrer ces chiffres, imaginons que l'eau disponible corresponde à la hauteur des précipitations emmagasinées dans le sol et calculons-en la durée d'évaporation en admettant que la végétation soutire au sol par transpiration 4 litre d'eau par m^2

[30] Ils sont en quelque sorte même nuisibles puisqu'ils prennent la place de pores plus utiles.

et par jour ensoleillé: Le sol emmagasine une quantité d'eau disponible pour la végétation correspondant à 133 mm de précipitation pour le Luzulo-Fagetum et à 67 mm pour le Carici-Fagetum. En supposant une sécheresse persistante, cette eau serait transpirée au bout de 33 jours dans le Luzulo-Fagetum, au bout de 17 jours seulement dans le Carici-Fagetum [31].

d) Teneur en carbonates de l'horizon C: Dans sa terre fine, la roche mère du Carici-Fagetum est toujours plus riche en carbonates que celle du Luzulo-Fagetum, dans toutes les fractions analysées. Un dosage global des carbonates dans la terre fine de 6 profils caractéristiques nous a donné les résultats suivants:

Station	No	% de carbonates dans l'horizon C, dans les fractions: 1,0-0,2 mm	0,2-0,1 mm	0,1-0,06 mm	0,06 mm [32]
Luzulo-Fagetum	1	40	31	26	28
	2	41	32	26	35
	3	38	32	28	33
	M	39,6	31,7	26,6	*32,0*
Carici-Fagetum	1	60	42	37	49
	2	60	47	39	42
	3	47	37	32	47
	M	55,6	41,0	36,0	*46,0*

Malgré le nombre insuffisant de dosages, cette comparaison laisse entrevoir que la teneur en carbonates de la roche mère (moraine) est un facteur dont il faut tenir compte dans la différencitation des deux stations.

e) pH et profondeur de décarbonatation: Les deux tableaux ci-contre nous montrent que le sol du Luzulo-Fagetum est toujours plus acide et plus profondément décarbonaté que celui du Carici-Fagetum caricetosum montanae.

1. dans les deux profils choisis pour la comparaison

Station	Epaisseur des horizons en cm			pH				Limite supérieure des carbonates dans la terre fine, en cm
	A_1	A_2	B	A_1	A_2	B	C	
Luzulo-Fagetum	10	40	50	4,4	4,1	4,1	7,9	100
Carici-Fagetum	15	—	25	4,5	—	5,8	8,3	35

[31] Remarquons toutefois qu'un fléchissement de la croissance peut intervenir dès le moment où toute l'eau utilisable liée par des tensions $\leq$ 1 atmosphère est déjà éliminée. (F. Richard, in litteris.)

[32] Carbonates actifs.

2. dans la moyenne des stations

Station	pH A_1	A_2	B	C	Limite supér. des carbon. dans la terre fine	Nombre de profils
Luzulo-Fagetum	4,9 (3,6-6,1)	4,8 (4,0-5,2)	5,0 (4,0-6,0)	8,3 (7,9-8,5)	140 cm (70-210)	8
Carici-Fagetum	5,7 (4,6-6,4)	—	6,6 (5,8-7,3)	8,6 (8,4-8,8)	35 cm (15-60)	5

3. *Aspect pétrographique du problème.* — Comme PORTMANN (1954-55) l'a déjà montré, la variabilité dans la composition pétrographique des moraines est très grande et les critères utilisés par les géologues ne correspondent pas nécessairement aux facteurs édaphiques des pédologues. Nous avons voulu nous rendre compte dans quelle mesure la végétation traduisait la nature pétrographique des moraines. A cet effet, nous avons analysé au point de vue pétrographique l'horizon C (non altéré par la végétation) de 10 profils caractéristiques du versant sud du Jura neuchâtelois. Cinq ont été choisis dans les associations du Luzulo-Fagion (Melampyro-Fagetum et Luzulo-Fagetum) et cinq dans le Carici-Fagetum caricetosum montanae. Pour éviter les erreurs dues au hasard dans des échantillons relativement petits, nous avons choisi les granules de 5 à 10 mm de diamètre qui sont suffisamment nombreux.

Analyse pétrographique sommaire des granules de l'horizon C

Association Lieu	Poids de l'échantillon gr	Cailloux cristallins %	Cailloux sédiment. alpins %	Calcaires jurass. %	Calcaires total %
Luzulo-Fagetum					
Forêt de Boudry	500	33	17	50	67
Forêt de Cortaillod	250	37	33	30	63
Forêt de Bevaix	500	31	23	46	69
Pierre à Bot	250	21	25	54	79
Geneveys/Coffrane	60	15	18	67	85
Moyenne		27	23	50	73
Carici-Fagetum					
Forêt du Trembley	500	8	5	87	92
Brot-Dessous	250	2	2	96	98
Forêt de Chaumont	100	7	18	75	93
Forêt de Chaumont	100	11	12	77	89
Forêt de Peseux	50	23	33	44	77
Moyenne		10	14	76	90

Le tableau ci-dessus montre bien qu'au Luzulo-Fagion correspondent des moraines relativement riches en roches alpines, tandis qu'au Carici-Fagetum correspondent des moraines composées d'une forte majorité de calcaires jurassiens. Malgré tout, la composition pétrographique du sous-sol n'est qu'un des nombreux facteurs agissants sur la végétation. La teneur en argile, la nature chimique de ses composants en sont d'autres, dont l'importance pour notre problème mérite d'être relevée.

4. *Conclusions.* — Nos analyses de laboratoire confirment et précisent les différences d'écologie que l'étude de la végétation et celle des profils de sols faisaient pressentir. Nous résumerons comme suit les caractères propres des deux types de station:

a) Luzulo-Fagetum et Melampyro-Fagetum: Sol brun lessivé, profond, acide et profondément décarbonaté, contenant beaucoup de sable, assez peu de limon et encore moins d'argile. Grumeaux particulièrement instables. L'horizon humeux A_1 est peu développé. L'horizon A_2, très épais, est lehmeux, bien aéré et contient plus d'eau disponible par litre de sol que l'horizon B. Sa faible densité et sa porosité élevée correspondent à des conditions favorables d'aération et d'approvisionnement en eau. Les horizons A_1 et A_2 contiennent peu de squelette, celui-ci exclusivement cristallin.

Bien que l'horizon B contienne à peine 20 % d'argile, c'est en pores fins qu'il est le plus riche; c'est pourquoi il contient relativement peu d'eau disponible par unité de volume; il est trop compact. Le trait le plus caractéristique est l'augmentation de densité apparente de 50 % par rapport à l'horizon A_2, ce qui s'explique par l'augmentation du squelette et par la compacité (diminution des pores grossiers de 64 % par rapport à A_2). L'horizon B a davantage de squelette que les horizons A, mais beaucoup moins que l'horizon C; les cailloux sont en grande majorité cristallins.

L'horizon C est une moraine sableuse très perméable contenant environ 80 % de squelette, dont environ la moitié de provenance jurassienne; le reste est composé de cailloux cristallins et de sédiments alpins en proportion variable. Il y a au total à peu près 73 % de cailloux calcaires. La terre fine est riche en carbonates (32 % en moyenne, voir page 60).

L'enracinement est profond et lâche. En tenant compte de la profondeur physiologique du profil, nous avons montré que la réserve totale d'eau disponible atteignait effectivement le double de celle du Carici-Fagetum.

b) Carici-Fagetum caricetosum montanae: Sol brun superficiel, acidifié et décarbonaté en surface, contenant beaucoup de

squelette calcaire et cristallin et environ deux fois plus d'argile que le sol du Luzulo-Fagetum par unité de volume dans la zone d'enracinement. Les grumeaux sont beaucoup plus stables. L'horizon A est un peu compact, beaucoup moins aéré que l'horizon correspondant du Luzulo-Fagetum; il l'est toutefois suffisamment. Par contre, il contient davantage d'eau disponible par unité de volume.

L'horizon B est encore plus compact, plus argileux et contient moins de pores grossiers (servant à l'aération).

L'horizon C est une moraine sableuse très perméable, contenant environ 80 % de squelette, dont les 3/4 au moins de provenance jurassienne, le reste étant composé de cailloux cristallins et de sédiments alpins en proportion variable. Il y a au total 90 % environ de cailloux calcaires dans les sondages que nous avons étudiés. La terre fine est riche en carbonates (46 % en moyenne, voir page 60).

L'enracinement est assez dense et peu profond. La profondeur physiologique étant beaucoup plus faible que dans le Luzulo-Fagetum, la réserve totale en eau disponible n'atteint que la moitié de celle du Luzulo-Fagetum et le sol du Carici-Fagetum caricetosum montanae risque de se dessécher profondément en période de sécheresse prolongée.

D'autre part, les résultats d'une étude détaillée de la structure du sol nous permettent de répondre, au moins partiellement, aux questions que nous avions posées (Introduction, p. 9) et de pénétrer un peu plus loin dans le déterminisme des groupements acidophiles du pied oriental du Jura.

L'acidité du sol des associations du Luzulo-Fagion nous paraît tenir à deux causes principales. D'abord le fait que la roche mère (moraine mixte) renferme une proportion relativement élevéee de cailloux siliceux (environ 30 %) et que par suite, elle possède une plus faible réserve de carbonates que la roche en place ou qu'un éboulis calcaire. Rappelons que dans les horizons A et B, le squelette, assez peu abondant, comprend presque exclusivement des éléments siliceux. Mais la cause principale de l'acidité et de la grande profondeur de décarbonatation réside, selon nous, dans le caractère filtrant de cette moraine sableuse et dans sa faible teneur en argile. Le lessivage par les pluies et l'entraînement des bases se produisent d'autant plus facilement que le sol est plus sableux et qu'il y a moins d'argile. L'argile lui-même a subi une amorce de migration, puisque nous en avons toujours constaté une légère accumulation dans l'horizon B (voir p. 33, description d'un profil et graphique Fig. 7). Une fois amorcée, l'acidification des horizons supérieurs n'est pas contrebalancée par un apport suffisant de car-

bonates, car il n'y a pratiquement plus de cailloux calcaires dans les horizons supérieurs. En outre, il ne faut pas oublier que la dissolution des carbonates est d'autant plus active que les particules sont plus fines, d'où la profonde décarbonation d'une moraine mixte déjà moins riche en carbonates au départ qu'une couche du Malm.

Les espèces herbacées dont la zone d'enracinement se trouve comprise dans les horizons lessivés, seront forcément acidophiles. Quant aux arbres dont les racines pénètrent jusqu'à la limite de l'horizon C, ils disposent sans doute d'une provision suffisante de sels minéraux. Ceux-ci seront ramenés partiellement au sol par la litière et peut-être aussi par le travail des vers de terre; c'est la raison pour laquelle l'horizon A_1 est en général un peu moins acide que l'horizon A_2.

Que l'acidification ait pour cause principale le caractère sableux et filtrant de la moraine et de son sol est encore démontré par le fait que dans le Carici-Fagetum caricetosum montanae les pH sont plus élevés et la végétation décidément moins acidophile. Or la roche mère est ici moins sableuse et plus riche en argile; le sol est partant moins filtrant; l'argile est concentrée non loin de la surface. Bien entendu, à ces causes s'ajoutent la richesse du sol en squelette calcaire et la différence initiale de la roche mère (squelette de la moraine contenant 90 % environ de galets calcaires, voir p. 61).

Nos conclusions concordent avec celles qu'Etter (1943) a tirées de son étude du Querco-Carpinetum luzuletosum de la lisière septentrionale du Plateau suisse. Ce groupement qui croît lui aussi, sur des moraines sableuses ou des terrasses alluviales offre quelques ressemblances avec le Melampyro-Fagetum dont il serait le vicariant à l'étage des collines et sur des moraines encore moins riches en calcaires (?). Là aussi l'acidification est en rapport avec le caractère filtrant du sol.

Reprenons maintenant les questions que se posait le forestier (Introduction, p. 9). Nous constaterons tout d'abord que l'acidité du sol (sans humus brut il est vrai) ne compromet en rien la productivité des forêts du Luzulo-Fagion. Celle-ci a pour cause principale le régime hydrique, ainsi que nous l'avons démontré. Malgré son acidité, le sol des associations du Luzulo-Fagion reste un sol brun lessivé, mais non podzolisé. Nous ne pensons pas qu'une évolution vers le podzol soit à craindre [33]. En effet, d'une part la pluviosité du versant oriental du Jura n'est pas très considérable (voir p. 16), d'autre part tout porte à croire que les associations du Luzulo-Fagion sont des groupements stables dont le sol a atteint depuis longtemps un état d'équilibre avec le climat. L'acidité ne devient dangereuse que si elle s'accompagne de la formation d'un véri-

[33] A la condition toutefois d'éviter les monocultures d'épicéas ou de pins.

table podzol comme dans la Chênaie atlantique et, à un moindre degré, dans le Querco-Betuletum de Suisse ou dans le Querco-Carpinetum luzuletosum dont les sols sont légèrment podzolisés (Etter, 1943).

Si la productivité des associations du Luzulo-Fagion atteint le double de celle du Carici-Fagetum caricetosum montanae, c'est précisément parce que la réserve hydrique du sol est deux fois plus considérable dans les premières que dans la seconde. Il est certes paradoxal que le sol plus filtrant et plus pauvre en argile du Luzulo-Fagion soit en même temps le mieux approvisionné en eau. Mais ce paradoxe disparaît lorsqu'on prend en considération la profondeur physiologique du profil. C'est à cet unique facteur que la station du Luzulo-Fagion doit d'être moins sèche et plus propice à la forêt que celle du Carici-Fagetum caricetosum montanae.

Une moraine mixte contenant une proportion non négligeable d'éléments siliceux représente donc, si l'on reprend la terminologie de Thurmann, une roche e u g é o g è n e , en ce sens qu'elle produit un sol profond et relativement frais. Cela contribue sans doute à éliminer du tapis végétal quelques bonnes espèces de l'Asperulo-Fagion. Mais la théorie de Thurmann n'explique pas la présence des espèces herbacées acidophiles qui, n'ayant pas la profondeur d'enracinement des arbres, ne peuvent utiliser toute la réserve d'eau du sol. Les espèces différentielles du Melampyro-Fagetum *(Festuca heterophylla, Melampyrum pratense, Carex montana, Luzula Forsteri, Pteridium aquilinum* et *Hieracium sabaudum)* et certaines espèces acidophiles du Luzulo-Fagion comme *Luzula luzuloides, Veronica officinalis, Maianthemum bifolium, Pyrola secunda* par exemple semblent résister très bien à la sécheresse.

Enfin, nos observations dans le Jura correspondent, sur un plan un peu différent, aux résultats de l'étude de Kuoch (1954). Cet auteur constate qu'aux étages montagnard et subalpin des Préalpes, on rencontre, côte à côte, mais sur des assises différentes, des groupements riches en résineux et des groupements riches en feuillus. Kuoch distingue des assises favorables aux feuillus d'une part: calcaires, marnes calcaires, Nagelfluh molassique, molasse et schistes du Flysch riches en calcaires et des assises favorables aux résineux d'autre part: grès et schistes du Flysch pauvres en calcaire. Il suppose que les assises favorables aux résineux produisent des sols moins aérés et plus frais que les assises favorables aux feuillus. Mai il n'en donne aucune preuve expérimentale.

De même nous avons distingué dans le Jura:

a) des moraines mixtes sableuses riches en composants cristallins, qui sont la roche mère des associations du Luzulo-Fagion et du Lathyro-Quercetum (pour ce dernier, voir ci-dessous),

b) des moraines mixtes riches en calcaires jurassiens qui sont la roche mère du Carici-Fagetum caricetosum montanae,

c) des éboulis de pente ou la roche en place purement calcaires et pauvres en terre fine qui sont le domaine du Carici-Fagetum caricetosum albae, du Fagetum silvaticae dentarietosum, etc.

Il n'y a pas de lien génétique entre les trois types de sols qui se forment sur ces diverses roches mères. Ils font partie de séries évolutives différentes.

VI. LATHYRO-QUERCETUM

(Dénomination provisoire)
Chênaie à Gesse noircissante. Platterbsen-Eichenwald

Ce groupement a été cité par Moor (1947, 1950, 1952) dans le Jura, mais cet auteur n'en a pas fait d'étude détaillée. Des groupements apparentés ont été décrits ou cités par Braun-Blanquet (1932), Issler (1942), Mraz (1957), Oberdorfer (1957).

1. *Physionomie et composition floristique.* — C'est tantôt le chêne, tantôt le pin qui domine dans ces îlots de forêt thermophile-acidophile. Le port et l'écorce grossière des chênes laissent supposer qu'il s'agit peut-être d'hybrides avec le chêne pubescent. Toutefois, comme nous n'avons jamais pu constater de véritables hybrides, ni de véritables chênes pubescents dans ces stations, nous considérons provisoirement ces chênes comme des rouvres *(Quercus petraea).* Le pin sylvestre occupe une place importante dans les peuplements des stations les plus sèches. L'érable à feuilles d'obier *(Acer Opalus),* l'alisier blanc *(Sorbus aria),* l'alisier torminal *(Sorbus torminalis)* et le hêtre sont disséminés. Le sapin blanc ne se maintient que rarement dans la strate arborescente; il reste court; son fût est garni de branches gourmandes et de boursoufflures de gui *(Viscum abietis);* le houppier est mal développé et garni de touffes de gui. L'épicéa et l'érable sycomore *(Acer Pseudoplatanus)* n'existent pas à l'état spontané.

La plupart des arbustes sont des espèces qu'on trouve aux lisières de presque toutes les forêts feuillues de l'étage des collines: *Prunus spinosa, Crataegus monogyna, Crataegus Oxyacantha, Rhamnus cathartica, Berberis vulgaris, Ligustrum vulgare, Viburnum lantana, Juniperus communis, Cornus sanguinea.* Par contre, *Cotoneaster tomentosa, Amelanchier ovalis, Sorbus Mougeotii, Rosa spinosissima, Coronilla Emerus* et *Prunus Mahaleb* font partie d'une association de lisière du Berberidion localisée au contact du Quercion pubescentis.

Lathyrus niger a ici son optimum. Nous l'avons choisi comme espèce caractéristique d'association. Cette espèce thermophile et faiblement aci-

Tableau 4. Lathyro-Quercetum

No. du relevé		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Constance %		
Altitude m		520	550	570	590	595	630	645	580	600	650	655	670	690	780			
Exposition		SW	S	S	SSW	S	SSW	S	SE	SW	SSE	SSW	SSW	S	SSW			
Pente %		70	25	20	20	40	35	20	0	10	20	0	20	20	35			
Surface du relevé m2		150	100	200	100	150	150	200	200	200	200	200	200	100	150			
Recouvrement %	Y	80	70	100	100	80	80	75	80	100	100	100	90	95	90			
	♂	25	25	30	30	40	25	35	10	25	25	30	30	10	20			
	♀	40	90	90	60	40	80	50	75	90	90	90	90	90	80			
	ψ	20	40	5	2	5	20	10	10	10	10	10	10	10	5			
Sous-association:		a. caricetosum humilis							b. luzuletosum luzuloidis							a	b	ass.
Arbres:																		
Quercus petraea	Y	4.4	3.3	5.5	4.3	4.4	3.3	4.4	5.5	5.5	5.4	5.5	5.5	5.5	5.5			
	♂	1.2	1.2	+.1	+.2	+.1	-	+.1	+.2	+.1	-	+.1	1.1	-	+.1	100	100	100
	♀	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1	-	+.1	-			
Acer Opalus	Y	-	+.1	+.2	+.1	-	+.1	(+)	-	-	+.2	+.1	+.1	-	-			
	♂	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	2.2	+.1	-	1.1	+.1	100	100	100
	♀	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	-	1.1	1.1			
Sorbus Aria	Y	-	-	-	+.1	+.1	-	(+)	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-			
	♂	+.1	+.1	+.1	+.2	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	100	100	100
	♀	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	1.1	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1			
Sorbus torminalis	Y	-	-	+.1	1.2	-	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-			
	♂	-	+.1	+.2	-	+.1	+.1	1.1	+.1	(+)	+.1	1.2	1.2	1.1	-	86	86	86
	♀	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-			
Fagus silvatica	Y	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	+.1			
	♂	1.2	-	-	+.1°	2.2	r	+.1	+.1°	+.1	+.1°	+.1	-	+.1°	+.1	71	100	86
	♀	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	+.1	-			
Prunus avium	♂	r	-	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	71	71	71
	♀	+.1	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	-			
Pinus silvestris	Y	3.2	3.2	+.1	1.1	2.2	3.3	1.2	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	100	43	71
	♀	r	r	-	-	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-			
Acer campestre	♂	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	+.2	+.2	+.2	+.1	(+)	-	+.1	43	86	64
	♀	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	+.1			
Abies alba	Y	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1°	-	-	-	+.1	-			
	♂	+.1	r°	-	-	+.1°	r	+.2	-	+.1	+.1°	-	-	-	+.1°	71	57	64
	♀	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1			
Fraxinus excelsior	♂	-	-	+.1	-	-	r	-	r	-	+.1	+.1	r	-	+.1	43	71	57
	♀	r	-	+.1	-	-	-	-	-	-		1.1	-	-	+.2			
Tilia platyphyllos	♂	-	-	r	-	+.1	r	-	-	+.1	r	r	-	-	r	43	57	50
Sorbus aucuparia	♂	-	-	-	-	-	r	-	r	-	(+)	-	-	-	-	14	29	21
Carpinus Betulus	♂	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	29	14
Arbustes																		
Rosa arvensis		+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	r	+.2	1.2	1.2	1.2	(+)	+.1	100	100	100
Crataegus monogyna		+.1	+.2	1.2	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	1.2	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	100	100	100
Ligustrum vulgare		-	+.1	+.1	+.2	1.2	+.1	+.2	+.1	1.2	1.2	1.2	1.2	+.1	+.1	86	100	93
Lonicera Xylosteum		-	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	86	100	93
Crataegus Oxyacantha			+.1	+.1	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	1.2	+.1	-	1.2	86	86	86
Viburnum lantana		+.1	-	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.2	+.1	+.1	-	+.1	86	86	86
Pyrus communis + malus		-	+.1	+.1	+.1	-	r	+.1	(+)	+.1	r	-	+.1	+.1	-	71	71	71
Coronilla Emerus		-	1.2	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	-	1.1	1.2	+.1	+.1	-	57	71	64
Cotoneaster tomentosa		-	+.1	r	(+)	+.1	+.1	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	71	57	64
Sorbus Mongeotii		+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	-	+.1	-	(+)	-	+.1	57	43	50
Ribes alpinum		-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	+.1	r	-	-	29	57	43
Ilex aquifolium		-	-	-	(+)	-	-	+.2	r	-	-	r	-	-	(+)	29	43	36
Rhamnus cathartica		-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	+.1	r	(+)	-	-	14	57	36
Prunus spinosa		+.1	-	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	43	14	29
Amelanchier ovalis		-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	-	43	14	29
Juniperus communis		-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	29	29	29
Cornus sanguinea		-	+.1	-	1.2	-	-	-	(+)	-	-	r	-	-	-	29	29	29
Rosa spinosissima		-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	(+)	-	-	-	-	-	43	14	29
Berberis vulgaris		-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	r	-	-	-	29	14	21
Prunus Mahaleb		-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	14	14	14
Corylus Avellana		-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	14	14	14
Lonicera alpigena		-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.2	14	14	14
Espèce caractéristique d'association																		
Lathyrus niger		-	+.1	1.1	2.1	-	1.1	+.1	+.1	1.1	2.1	2.1	2.1	1.1	-	71	86	79
Espèces différentielles d'association																		
Veronica officinalis		+.2	-	1.2	+.2	-	+.1	+.1	+.1	1.2	+.1	+.2	+.2	+.1	+.1	71	100	86
Melampyrum pratense		-	+.1	-	(+)	2.2	+.1	1.2	+.1	2.2	1.1	1.2	+.2	2.2	1.2	71	100	86
Polytrichum attenuatum		+.2	-	+.2	-	+.2	2.3	+.2	+.2	.	+.2	+.2	1.2	1.3	+.2	71	100	85
Festuca heterophylla		-	-	1.2	1.2	-	+.1	1.2	2.2	2.3	3.2	3.2	1.2	2.2	3.2	57	100	79
Stachys officinalis		-	-	1.1	1.2	-	+.1	+.1	+.1	(+)	1.1	1.2	1.1	1.1	+.1	57	100	79
Anthoxanthum odoratum		r	-	2.2	-	-	3.3	1.1	1.1	+.2	2.2	2.2	2.2	1.2	1.2	57	100	79
Teucrium Scorodonia		+.2	-	+.2	1.1	-	+.1	(+)	1.1	-	1.1	1.2	+.2	+.1	+.2	71	86	79
Scleropodium purum		+.2	+.2	1.2	-	-	-	+.2	1.2	-	+.2	1.2	-	1.2	+.2	57	83	69
Cytisus sagittalis		-	1.3	-	(+)	-	+.2	-	-	+.1	-	-	r	+.1	-	43	43	43
Pleurozium Schreberi		+.2	+.2	-	-	-	-	-	-		+.2	(+)	-	-	-	29	33	31
Calluna vulgaris		+.2	+.2	-	-	-	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	-	43	14	29
Vaccinium Myrtillus		-	-	-	+.2	-	-	2.2	3.2	-	-	-	-	-	-	29	14	21
Espèces différentielles des sous-associations																		

Anthericum ramosum	-	1.1	+.1	-	+.1	+.2	+.1	r	-	-	+.1	-	-	-	71	29	50
Campanula rotundifolia	r	+.1	-	-	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-	57	-	29
Brachypodium pinnatum	-	3.3	-	1.2	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	43	-	21
Teucrium Chamaedrys	-	+.2	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	43	-	21
Luzula luzuloides	-	-	-	-	-	-	-	1.2	2.3	+.1	-	+.1	+.2	3.3	-	86	43
Veronica Chamaedrys	-	-	-	-	-	-	-	(+)	1.2	1.1	1.2	+.1	-	+.1	-	86	43
Luzula pilosa	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	+.1	+.1	+.2	1.1	-	71	43
Luzula Forsteri	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	+.2	+.2	-	+.1	-	-	57	29
Primula vulgaris	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	57	29
Espèces caractéristiques d'alliance et d'ordre (Quercion pubescenti - petraeaea, Quercetalia pubescentis)																	
Acer Opalus	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	2.2	+.1	+.1	1.1	+.1	100	100	100
Sorbus torminalis	-	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	1.1	+.1	(+)	+.1	1.2	1.2	1.1	-	86	86	86
Lathyrus niger	-	+.1	1.1	2.1	-	1.1	+.1	+.1	1.1	2.1	2.1	2.1	1.1	-	71	86	79
Melittis Melissophyllum	-	-	1.1	1.1	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	1.1	+.1	(+)	57	86	71
Coronilla Emerus	-	1.2	+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	-	1.1	1.2	+.1	+.1	-	57	71	64
Polygonatum officinale	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	r	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	71	43	57
Campanula persicifolia	-	-	-	+.1	-	-	-	r	-	-	+.1	+.1	r	+.1	14	71	43
Trifolium rubens	-	+.2	-	-	+.1	r	-	-	-	-	-	-	-	-	43	-	21
Limodorum abortivum	(+)	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	-	14
Geranium sanguineum	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	29	-	14
Peucedanum Cervaria	-	+.1	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	14	14	7
Espèces caractéristiques de classe (Querco-Fagetea)																	
Hepatica nobilis	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.2	+.2	57	100	79
Lathyrus vernus	-	-	+.1	-	r	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	57	86	71
Convallaria majalis	-	+.2	-	-	-	+.2	+.2	(+)	+.1	+.1	+.1	(+)	+.2	+.1	43	100	71
Melica nutans	-	-	2.2	+.2	2.2	1.2	-	1.2	+.1	-	-	1.2	+.1	1.1	57	71	64
Carex digitata	-	-	-	-	r	-	+.1	-	1.1	1.2	1.1	+.1	+.1	+.1	29	86	57
Anemone nemorosa	-	-	1.2	-	-	-	-	+.2	1.2	1.1	+.1	1.2	+.1	1.2	14	100	57
Poa nemoralis	-	-	+.2	+.1	-	-	-	-	+.2	+.1	1.2	-	+.1	1.2	29	71	50
Melica uniflora	-	-	1.2	-	-	-	-	-	+.2	2.2	1.2	-	+.2	-	14	57	36
Compagnes																	
a) espèces herbacées																	
Hedera Helix	+.1	+.1	1.2	2.2	2.2	+.1	+.1	+.1	+.2	+.2	+.1	+.1	1.2	1.1	100	100	100
Hieracium murorum (ssp.prae)	2.1	2.1	1.1	2.1	1.1	1.1	2.1	+.1	2.1	2.1	2.2	2.1	1.1	1.1	100	100	100
Platanthera bifolia	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	(+)	+.1	+.1	(+)	100	100	100
Carex montana	1.2	+.2	3.2	(+)	-	1.2	+.2	1.2	2.2	3.3	2.2	3.3	2.2	3.3	86	100	93
Fragaria vesca	-	+.1	1.2	-	+.1	1.2	1.1	+.1	1.2	1.1	+.1	1.1	1.1	+.1	71	100	86
Prenanthes purpurea	1.1°	-	-	+.1	-	1.1	-	+.1	-	+.1	1.1	+.1	1.1	+.1	43	86	64
Viola silvestris+Riviniana	-	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	(+)	-	+.1	+.1	57	71	64
Euphorbia dulcis	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	(+)	-	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	43	86	64
Solidago Virga-aurea	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	-	+.1	-	86	43	64
Carex flacca	-	+.2	1.2	-	-	1.2	-	+.2	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1	43	71	57
Hypericum perforatum	-	r	+.1	-	-	-	-	-	-	r	r	r	+.1	r	29	71	50
Sesleria coerulea	r	3.3	-	+.2	-	-	+.2	+.2	-	-	+.2	-	-	+.1	57	43	50
Ajuga reptans	-	-	-	+.1	-	-	r	r	+.2	-	+.1	+.1	-	-	29	57	43
Vicia sepium	-	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	-	+.1	29	57	43
Trifolium medium	-	+.1	-	-	-	-	1.2	+.1	-	-	+.2	+.1	1.1	-	29	57	43
Hieracium sabaudum	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	(+)	-	-	-	-	+.1	-	-	71	14	43
Euphorbia amygdaloides	-	-	-	-	-	-	+.1°	+.1	-	1.1	r°	-	+.1	-	14	57	36
Potentilla sterilis	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	1.1	-	+.1	14	57	36
Rubus sp.	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	+.1	29	43	36
Dactylis glomerata	-	-	1.2	-	-	-	-	-	+.1	-	r	-	+.1	+.2	14	57	36
Phytenma spicatum	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	14	43	29
Galium mollugo	-	-	+.1	+.1	-	r	-	-	+.1	-	-	-	-	-	43	14	29
Festuca ovina ssp.capillata	r	1.2	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	43	14	29
Luzula campestris	r	r	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	(+)	-	29	29	29
Laserpitium latifolium	-	+.1	-	-	-	+.1°	-	r	-	-	-	-	+.1	-	29	29	29
Origanum vulgare	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	29	14	21
Calamagrostis varia	-	-	-	-	-	3.3	-	-	-	+.2	-	-	4.3	-	14	29	21
Digitalis lutea	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	--	14
Molinia coerulea	r	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	--	14
Epipactis latifolia	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	--	14
Mercurialis perennis	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	14	14	14
Luzula silvatica	-	-	-	-	-	-	+.1	1.2	-	-	-	-	-	-	14	14	14
b) mousses, lichens																	
Catharinea undulata	+.1	+.2	1.2	+.2	-	+.2	+.1	+.1		+.2	+.2	1.2	1.2	+.1	86	100	92
Hypnum cupressiforme	1.2	1.2	+.1	+.2	+.1	+.2	1.2	1.2		-	+.2	+.2	1.2	+.2	100	83	92
Dicranum scoparium	2.2	1.2	+.2	-	-	1.2	1.2	+.2		1.2	+.2	-	+.2	+.2	71	83	77
Hylocomium splendens	+.1	+.2	-	-	-	-	+.1	-		+.1	+.1	+.1	+.2	-	43	67	54
Rhytidiadelphustriquetrus	-	-	-	-	-	-	+.1	+.2		1.2	1.2	1.2	-	+.2	14	83	46
Fissidens taxifolius	+.2	+.2	-	+.2	+.2	+.1	-	-		-	-	-	-	+.1	71	17	46
Eurhynchium striatum	-	-	+.2	-	-	-	-	+.2		+.2	+.1	+.2	-	-	14	67	38
Tortella tortuosa	-	+.2	-	+.2	+.2	-	-	-		-	-	+.2	-	-	43	17	31
Cladonia pyxidata	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	43	--	23
Mnium undulatum	-	-	-	-	+.1	-	-	-		-	+.1	r	-	-	14	33	23
Thuidium tamariscifolium	-	-	-	-	-	-	-	+.1		-	+.1	-	-	-	--	33	15
Cladonia furcata	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-		-	-	-	-	-	29	--	15
Brachythecium rutabulum	-	-	-	-	-	-	-	-		-	-	+.1	-	+.2	--	33	15
Neckera crispa	+.2	+.1	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	29	--	15
Rhytidium rugosum	1.2	1.2	-	-	-	-	-	-		-	-	-	-	-	29	--	15

Espèces ne figurant pas au tableau Accidentelles.

No 1: Galeopsis Tetrahit, Peltigera polydactyla. No 2: Bromus erectus, Cephalanthera longifolia, Cephalanthera rubra.
No 3: Sorbus latifolia arbuste, Rosa sp., Tamus communis, Silene nutans, Viola alba. No 4: Festuca rubra, Ctenidium molluscum.
No 5: Cephalanthera Damasonium. No.6: Picea Abies arbuste, Pyrola secunda, Valeriana officinalis. No 7: Polygonatum multiflorum.
No 8: Centaurea montana, Neottia Nidus-avis. No 9: Helleborus foetidus, Primula veris var. columnae, Isothecium viviparum.
No 10: Sedum rupestre, Viola sp. No 11: Evonymus europaeus, Moehringia trinervia, Cyclamen europaeus, Galium silvaticum
No 13: Platanthera chlorantha. No 14: Ulmus scabra arbuste, Asperula odorata, Lamium Galeobdolon, Heracleum sphondylium, Maianthemum bifolium.

dophile figure également, quoique avec une constance plus faible, dans le Lithospermo-Quercetum et, comme espèce différentielle, dans le Carici-Fagetum.

Des espèces faiblement acidophiles différentient le Lathyro-Quercetum du Lithospermo-Quercetum; ce sont *Veronica officinalis, Melampyrum pratense, Polytrichum attenuatum, Festuca heterophylla, Stachys officinalis, Anthoxanthum odoratum, Teucrium Scorodonia, Scleropodium purum* et d'autres encore.

Nous distinguons deux sous-associations: l'une à *Pinus silvestris* et *Carex humilis* (caricetosum humilis), de caractère subméditerranéen, apparentée au Cytiso-Pinetum (Braun-Blanquet, 1932, Schmid, 1936), l'autre à *Luzula luzuloides* (luzuletosum luzuloidis), présentant des affinités avec les forêts feuillues mésophiles (Fagetalia). Le tableau suivant relève les différences essentielles:

Lathyro-Quercetum	
Caricetosum humilis	Luzuletosum luzuloidis
Chêne et pin sylvestre se partagent la dominance	Le chêne domine seul
Le caractère xérophile est souligné par les différentielles des pelouses sèches:	Le caractère mésophile est souligné par les espèces forestières faiblement acidophiles:
Carex humilis *Anthericum ramosum* *Brachypodium pinnatum* *Teucrium Chamaedrys* *Campanula rotundifolia*	*Luzula luzuloides* *Veronica Chamaedrys* *Luzula pilosa* *Luzula Forsteri* *Primula vulgaris*
Sol superficiel	Sol profond
Pente moyenne des peuplements analysés: 33 %	Pente moyenne des peuplements analysés: 14 %

Comme la plupart des peuplements analysés sont d'anciens taillis traités en futaie depuis une cinquantaine d'années seulement, plusieurs espèces héliophiles manifestent une abondance et une sociabilité exagérées: ce sont en particulier les arbustes et, parmi les espèces herbacées: *Anthoxanthum odoratum, Festuca heterophylla, Carex montana, Melampyrum pratense, Stachys officinalis, Teucrium Scorodonia, Hieracium murorum ssp. praecox, Fragaria vesca* et *Carex flacca.* D'autres, comme *Hypericum perforatum, Dactylis glomerata, Trifolium medium, Festuca ovina ssp. capillata, Luzula campestris, Digitalis lutea, Origanum vulgare* et *Molinia coerulea* qui sont des espèces des clairières, tendent à disparaître.

2. *Systématique.* — Nous attribuons au Lathyro-Quercetum le rang d'association de l'alliance du Quercion pubescenti-petraeae, au même titre que le Lithospermo-Quercetum dont il est le vicariant sur sol brun acide. Les espèces des chênaies xérophiles différencient bien notre groupement du Querco-Carpinetum ou du Querco-Betuletum. Du fait que les facteurs édaphiques et microclimatiques sont moins extrêmes que dans le Lithospermo-Quercetum, des espèces comme *Quercus pubescens, Orobanche Hederae- Melampyrum cristatum* et *Coronilla coronata* ne figurent pas dans notre association; les espèces des Fagetalia y sont par contre plus nombreuses.

Issler (1942) a observé un groupement analogue sur les sols siliceux du versant oriental des Vosges. Braun-Blanquet (1932) relève des exemples d'acidification du Lithospermo-Quercetum dans la région d'Eglisau. Nous reviendrons sur ce cas à la page 76. Avant de se prononcer définitivement sur le rang à donner à ce groupement subjurassien, il conviendra de prendre connaissance de l'étude (en préparation) de K. H. Richle sur le Lithospermo-Quercetum en Suisse. L'association à *Quercus pubescens* et *Lathyrus versicolor* des collines sèches de la Bohème est neutrophile-basiphile; elle doit être rattachée plutôt plutôt au Lithospermo-Quercetum.

3. *Sol.* — C'est un sol brun lessivé, décalcifié, acide, avec horizon B compact de couleur ocre. La roche mère est une moraine alpine, peu épaisse, qui repose sur lapiaz calcaires.

Le sol du Lathyro-Quercetum est moins profond que celui du Melampyro-Fagetum, mais de même composition et de même origine. Teneur en humus, granulométrie, structure, couleur, pH sont comparables. L'enracinement est plus dense et plus superficiel. Dans la sous-association à *Carex humilis*, une mince couche de terre acide et décarbonatée de provenance morainique repose directement sur la dalle calcaire [34]; la pente relativement forte, l'exposition S ou SW et la proximité de la roche calcaire compacte en font une station particulièrement chaude. Dans la sous-association à *Luzula luzuloides* par contre, la couche de moraine reposant sur le lapiaz peut atteindre 1 m et la pente est moins forte.

Il est probable que le Lathyro-Quercetum végéterait sur des sols aussi profonds que ceux du Melampyro-Fagetum, à condition que le climat soit plus chaud.

Nous avons ouvert et décrit six profils dont les deux plus représentatifs figurent ci-dessous.

---

[34] La roche mère est donc bistrate, mais c'est la couche morainique décarbonatée qui forme le sol proprement dit.

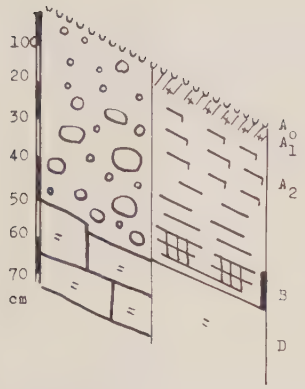


Fig. 11. Profil de sol du *Lathyro-Quercetum*

a) Sous-association à *Carex humilis*
Gorges du Seyon. Neuchâtel 640 m.
Relevé N° 6 du tableau N° 4

A_0 Mousses *(Polytrichum attenuatum* et *Dicranum scoparium dominent)* et feuilles de chêne en couche mince. Les feuilles ne se décomposent pas la première année.

A_1 Horizon humeux très mince, presque noir. Terre fine lehmeuse formant de petits grumeaux sans cohésion. Nombreux grains de quartz lavés. Beaucoup de racines de graminées et cypéracées. Quelques petits galets cristallins. pH: 4,5. Limite nette avec l'horizon A_2.

A_2 Horizon éluvial très pauvre en humus, de couleur gris-brun clair. Terre fine lehmeuse, de structure primitive, sans cohésion. Quelques galets cristallins. Nombreuses racines d'arbres. pH: 4,6. Transition progressive avec l'horizon B.

B Horizon d'accumulation de l'argile, de couleur ocre, en contact avec la roche en place. Terre fine beaucoup plus riche en argile qu'en A_2. Racines assez nombreuses. Cailloux siliceux.

Jusqu'au contact avec la roche en place calcaire, nous n'avons trouvé ni squelette calcaire ni carbonates dans la terre fine [35].

D Roche en place calcaire compacte (lapiaz).

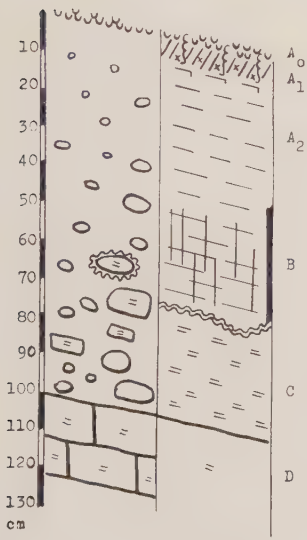


Fig. 12. Profil de sol du *Lathyro-Quercetum*

b) Sous-association à *Luzula luzuloides*
Tête-Plumée. Neuchâtel. 690 m. Relevé N° 13
du tableau N° 4.

A_0 Litière. Les feuilles de chêne, mêlées d'excréments de lombrics, recouvrent toute la surface en couche de 2 cm environ. Elles ne se décomposent pas la première année. Elles ne sont pas agglomérées et se détachent facilement du sol. Très peu de mousse.

A_1 Horizon humeux peu épais. Terre fine lehmeuse formant des grumeaux sans cohésion. Nombreux grains de quartz lavés. Très peu de squelette (galets cristallins exclusivement). Nombreuses racines de graminées et racines secondaires d'arbres. Peu de racines principales. Activité biologique assez intense (lombrics). Couleur: gris foncé. pH: 5,9. Limite assez nette avec l'horizon A_2.

A_2 Horizon éluvial pauvre en humus. Terre fine lehmeuse. Pas de grumeaux. Structure primitive sans cohésion. Peu de squelette (galets cristallins exclusivement). Peu de racines. Activité biologique plutôt faible. Couleur: gris-brun clair. pH: 4,8. Limite diffuse avec l'horizon sous-jacent.

[35] La couche de moraine subsistant sur la roche en place calcaire est si mince que le sol paraît amputé d'une partie de l'horizon B et de l'horizon C en entier.

B Horizon d'accumulation de l'argile, compact, parfois même durci. Terre fine argileuse. Peu de squelette: majorité de galets cristallins et quelques cailloux entourés d'une gangue d'altération. Excessivement peu de racines. Activité biologique encore perceptible. Couleur: ocre intense. pH: 5,0. Limite nette avec l'horizon sous-jacent, correspondant avec une brusque augmentation du squelette..

Jusqu'en C pas de carbonates dans la terre fine.

C Moraine formée de limon, sable, gravier, et blocs en proportion variable, sans structure ni cohésion. Plus de 75 % de squelette, cristallin et calcaire. Terre fine sableuse contenant 31 % de carbonates. Peu ou pas de racines. pH: 8,2. Couleur: gris clair.

D Roche calcaire en place, compacte (Lapiaz).

5. *Répartition.* — Dans le Jura suisse, c'est au-dessus du lac de Neuchâtel, en bordure des terrasses recouvertes de moraine alpine, qu'on rencontre ces restes d'une forêt acidophile et thermophile du Quercion pubescenti-petraeae. Ce groupement existe aussi dans le Jura vaudois, par exemple: «Le Bois de Chênes» près de Genolier, «Les Côtes» au-dessus des villages de Luins, Vinzel, Bursins, Gilly; certains taillis dominant l'Isle, Moiry, La Sarraz et Pompaples. Mais le traitement en taillis à courte révolution appliqué aujourd'hui encore à la plupart de ces forêts les empêche de se développer normalement et ne permet pas d'y faire de bons relevés. Dans la région de Moiry-Ferreyres, en particulier, le forestier pourra trouver des stades de dégradation édifiants, dignes du moyen âge!

Etter (1943), p. 60, relève que sur les moraines du glacier du Rhône, la limite supérieure du Querco-Carpinetum s'élèverait sensiblement sur les pentes jurassiennes (cantons de Vaud et Neuchâtel) au contact du Fagion et du Quercion pubescentis. Il s'agit vraisemblablement de stations du Melampyro-Fagetum et du Lathyro-Quercetum. Nous n'avons personnellement jamais observé de véritables Querco-Carpinetum sur les pentes jurassiennes, mais bien par contre sur certains plateaux aux sols très humides (îlots de Q.-C. aretosum sur moraine de fond ou molasse dans la région de Pampigny par exemple).

Dans la zone de contact avec le Melampyro-Fagetum, le Lathyro-Quercetum occupe les versants ou les croupes exposés au SW (les stations les plus chaudes), tandis que la Hêtraie à Mélampyre s'étend partout ailleurs, de préférence en terrain plat et sur les pentes exposées au SE. Cette répartition souligne le caractère relictuel d'une association à sa limite supérieure. Il est bien probable qu'avant les défrichements, le Lathyro-Quercetum était le vicariant inférieur du Melampyro-Fagetum sur les moraines alpines en stations chaudes. Pour étayer cette hypothèse, il faudrait établir des comparaisons avec les chênaies de régions favorisées par un climat plus chaud que le Jura central, par exemple le Jura méridional, le Bas-Valais ou le pied du versant oriental des Vosges.

Nous pensons que les îlots de Lathyro-Quercetum sont les derniers vestiges d'une Chênaie qui s'étendait sur les moraines riches en éléments siliceux des premières pentes chaudes dominant les lacs (tandis que le Carici-Fagetum caricetosum montanae et le Lithospermo-Quercetum occupaient, le premier les moraines calcaires, le second la roche en place).

Nous avons donc montré que le Quercion pubescenti-petraeae était représenté, dans la région dominant les lacs subjurassiens, par deux associations: le Lithospermo-Quercetum sur roche calcaire; le Lathyro-Quercetum sur moraine riche en éléments siliceux.

6. *Sylviculture.* — Les peuplements de la Chênaie à Gesse norcissante ont toujours été confondus avec le Lithospermo-Quercetum (communément appelé Chênaie buissonnante) et soumis au même régime. Mais ils sont capables de se rétablir plus rapidement, à condition que le forestier mette définitivement un terme au traitement en taillis qui les a anémiés. Le sol, riche en terre fine, est le meilleur garant d'une productivité supérieure à celle de la Chênaie buissonnante.

Les peuplements de la sous-ass. à Luzules en particulier pourraient être soumis à des éclaircies prudentes qui auraient pour but tout d'abord de rétablir une futaie digne de ce nom, puis même de favoriser un enrichissement en hêtre. Le pin sylvestre devrait être protégé et favorisé; c'est la seule essence résineuse capable de s'adapter ici. L'introduction de l'épicéa ou du hêtre par plantation doit être proscrite.

La sous-ass. à pin sylvestre, plus xérophile, est une forêt protectrice. La seule essence intéressant le propriétaire est le pin, qui devrait précisément être conservé à tout prix, car sans son abri les chênes ne se développeraient plus.

En résumé, propriétaire et forestier auraient avantage à concentrer leurs efforts sur des stations plus productives. Le Lithospermo-Quercetum et la sous-ass. à pin sylvestre du Lathyro-Quercetum devraient être exclus du cycle des exploitations, tandis que la sous-ass. à luzules pourrait produire des chênes (et même des hêtres) de dimensions normales. En outre, on pourrait améliorer les stations dégradées (taillis) en introduisant le pin d'Autriche, à condition toutefois de laisser à elles-mêmes les stations les plus extrêmes où non seulement le pin d'Autriche, mais aussi les essences autochtones souffrent de la sécheresse. Le pin d'Autriche est une essence qui a fait ses preuves au pied du Jura et qui mérite d'être propagée avec discernement.

Localisation des relevés du tableau N° 4 Lathyro-Quercetum

No	Lieu, Commune	Canton	Carte	Coordonnées
1	Les Buges/Trois Rods. Boudry	NE	CN 1164	553410/201360
2	Les Buges. Boudry	NE	CN 1164	553260/201560
3	Le Chanet. Le Landeron	NE	CN 1145	572290/212800
4	Gorges de l'Areuse. Boudry	NE	CN 1164	552080/201380
5	Le Chanet. Peseux	NE	CN 1164	559310/204630
6	Gorges du Seyon. Neuchâtel	NE	CN 1164	559510/205400
7	Le Bioley. Boudry	NE	CN 1164	552420/201730
8	Le Bioley. Boudry	NE	CN 1164	553100/201680
9	Büttiboden. Bienne-Bözingen	BE	CN 1126	587620/223520
10	Champ Monsieur. Neuchâtel	NE	CN 1144	562220/206350
11	Roches de Châtoillon. Cornaux	NE	CN 1144	566940/209440
12	Le Chanet. Le Landeron	NE	CN 1145	572200/213280
13	Tête Plumée. Neuchâtel	NE	CN 1144	561570/206170
14	Château de Rochefort	NE	CN 1164	551140/201950

VII. FORÊTS FEUILLUES ACIDOPHILES DU JURA FRANÇAIS

(versant occidental)

Le versant occidental du Jura jouit dans l'ensemble d'un climat plus humide que le versant oriental. D'après Lachaussée (1948), on peut le décrire brièvement comme suit:

Le premier Plateau (550-700 m), avec 8,5 ° C de température moyenne et 1500 mm de précipitations annuelles, jouit déjà du climat de l'étage montagnard inférieur. Le deuxième Plateau (800-900 m), largement ouvert vers le N, est isolé de toute influence méridionale par les chaînes qui le séparent du premier plateau. Avec une température moyenne de 7 ° C et 1900-2000 mm de précipitations annuelles, il jouit du climat de l'étage montagnard moyen. L'étage montagnard supérieur est représenté par le Haut-Jura plissé qui s'étend entre 1000 et 1500 m, avec une température moyenne de 5,5 ° C et des précipitations dépassant largement 2000 mm.

La carte des types de forêts du Département du Jura de E. Lachaussée nous donne, à la lumière des connaissances actuelles, la vue d'ensemble suivante sur la répartition des groupements forestiers naturels:

a) Une forêt feuillue thermophile groupant Lithospermo-Quercetum et Buxo-Quercetum, occupant les flancs des chaînons bordant le premier plateau, depuis le Bugey jusqu'au N de Baume les Dames et pénétrant dans toutes les vallées ouvertes au S.

b) Une forêt feuillue montagnarde groupant Querco-Betuletum, Aceri-Fraxinetum, Carici-Fagetum, Fagetum silvaticae et Luzulo-Fagetum.

Tableau 5. Forêts feuillues acidophiles du Jura français

No du relevé		1	2	3	4	5	6	Constance	
Altitude	m	430	520	520	430	600	630	%	
Exposition		S	-	-	N	N	-		
Pente	%	10	0	0	30	10	0		
Surface	m2	200	200	200	200	200	200		
Recouvrement	% Y	90	100	90	100	80	80		
	¥	5	10	5	10	40	70		
	4	40	40	20	10	30	10		
	Ψ	10	5	5	2	10	10		
		a) Querco-Betuletum			b) groupement du Luzulo-Fagion			a)	b)
Arbres									
Fagus silvatica	Y	2.1	2.2	+.1	4.4	5.5	5.5		
	¥	1.1	+.1	+.1	1.2	3.3	4.5	100	100
	4	-	+.1	-	-	-	-		
Quercus petraea	Y	4.3	4.4	4.3	2.2	+.1	-		
	¥	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	100	67
	4	-	+.1	-	-	+.1	-		
Betula pendula	Y	+.1	+.1	2.1	+.1	-	-	100	33
Sorbus aucuparia	¥	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	100	33
Carpinus Betulus	¥	+.1	+.1	-	-	-	-	67	
Pinus silvestris	Y	+.1	-	-	-	-	-	33	-
Tilia cordata	Y	-	+.1	-	-	-	-	33	-
Sorbus torminalis	¥	+.1	-	-	-	-	-	33	-
Buissons									
Lonicera periclymenum		+.1	+.1	+.1	-	+.2	-	100	33
Frangula Alnus		+.1	+.1	+.1	-	-	-	100	-
Rosa arvensis		-	-	-	-	+.1	-	-	33
Viburnum Opulus		-	-	-	-	+.1	-	-	33
Caractéristiques des: Quercetalia robori-petraeae									
Melampyrum pratense		+.2	2.2	1.2	-	-	-	100	-
Pteridium aquilinum		1.2	1.1	1.2	-	-	-	100	-
Lathyrus montanus		-	1.1	+.1	-	-	-	67	-
Teucrium Scorodonia		+.1	-	-	-	-	-	33	-
Caractéristiques de: Querco-Fagetea, Fagetalia et Fagion.									
Catharinea undulata		+.2	+.2	+.2	+.2	1.2	1.2	100	100
Eurhynchium striatum		+.1	+.1	-	+.1	-	-	67	33
Viola silvestris + Riviniana		-	(+)	-	r	+.1	-	33	67
Asperula odorata		-	-	-	+.1	1.2	-	-	67
Dryopteris Filix-mas		-	-	-	r	+.1	--	-	67
Paris quadrifolia		-	-	-	-	r	-	-	33
Potentilla sterilis		-	-	-	-	-	+.1	-	33
Epilobium montanum		-	-	-	-	+.1	-	-	33
Carex silvatica		-	-	-	-	(+)	-	-	33
Neottia Nidus-avis		-	-	-	(+)	-	-	-	33
Autres espèces acidophiles									
Luzula luzuloides		1.2	1.2	+.2	1.2	2.3	+.1	100	100
Vaccinium Myrtillus		3.3	(+)	1.2	+.2	-	+.2	100	67
Luzula silvatica		+.2	+.2	+.1	r	-	-	100	33
Veronica officinalis		-	(+)	-	r	+.1	+.2	33	100
Deschampsia flexuosa		-	2.2	2.2	-	-	-	67	-
Monotropa hypopitys		+.1	+.1	-	-	-	-	67	-
Carex pilulifera		-	(+)	-	-	+.1	-	33	33
Calluna vulgaris		+.1	-	-	-	-	-	33	-
Carex pallescens		-	-	-	-	-	1.2	-	33
Maianthemum bifolium		-	-	+.1	-	-	-	33	-
Pyrola minor		-	-	-	-	-	+.1	-	33
Leucobryum glaucum		+.1	-	-	-	-	-	33	-
Pleurozium Schreberi		+.2	-	-	-	-	-	33	-
Scleropodium purum		+.2	-	-	-	-	-	33	-
Compagnes:									
Polytrichum attenuatum		+.2	+.2	+.2	+.2	1.2	1.2	100	100
Dicranum scoparium		+.1	-	-	+.1	+.2	+.2	33	100
Hedera Helix		+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	67	67
Rubus sp.		1.2	+.1	-	-	1.2	1.2	67	67
Thuidium tamariscifolium		+.1	+.2	-	-	-	+.2	67	33
Rhytidiadelphus triquetrus		-	+.2	+.2	+.1	-	-	67	33
Molinia coerulea		+.2	+.2	-	-	-	-	67	-
Convallaria majalis		-	+.1	+.2	-	-	-	67	-
Stellaria Holostea		-	1.2	+.2	-	-	-	67	-
Oxalis Acetosella		-	-	-	+.2	1.2	-	-	67
Luzula pilosa		-	-	-	-	+.1	+.1	-	67
Athyrium Filix-femina		-	-	-	r	+.1	-	-	67
Lysimachia nemorum		-	-	-	-	+.1	+.2	-	67
Deschampsia caespitosa		-	-	-	-	+.1	+.1	-	67
Circaea lutetiana		-	-	-	-	(+)	-	-	33
Solidago Virga-aurea		-	-	-	+.1	-	-	-	33
Hieracium murorum		+.1	-	-	-	-	-	33	-
Festuca heterophylla		-	+.1	-	-	-	-	33	-

Cette forêt feuillue montagnarde s'étend sur le premier plateau depuis la région de Saint-Julien-LaPetite Montagne jusque dans la région de Montbéliard-Porrentruy, à l'E. de la ligne: Lons-le-Saunier — Poligny — Salins — Besançon — Baume-les-Dames.

c) Une hêtraie à sapin de basse altitude (au-dessous de 800 m), souvent réduite à l'état de sapinière pure par l'enlèvement systématique du hêtre, et une forêt mélangée d'épicéa-sapin-hêtre (800-1000 m), qui forment ainsi un Abieti-Fagetum très étendu. Ces groupements englobant des îlots de Sphagno-Piceetum et de Sphagno-Mugetum, couvrent les pentes séparant le premier du deuxième plateau (Nozeroy, Pontarlier, Maîche) et les pentes inférieures du Haut-Jura plissé.

d) Une forêt mélangée d'épicéa et de hêtre, avec sapin très subordonné, localisée dans les hautes chaînes et correspondant aux stations extrêmes de notre Abieti-Fagetum et à l'Aceri-Fagetum en mosaïque avec l'Asplenio-Piceetum.

Sur le premier plateau du Jura qui se poursuit à l'E par le plateau du Doubs, c'est la composition pétrographique du sol qui détermine la répartition des associations neutrophiles ou acidophiles; dans les grandes lignes, nous pouvons poser le schéma suivant:

Sol	Association (selon l'altitude et l'orientation)
Rendzines ou sols carbonatés humiques	Carici-Fagetum Querco-Carpinetum asaretosum Fagetum silvaticae
Sols bruns lessivés ou sols lessivés sur argiles à chailles ou marnes	Querco-Betuletum (= Quercetum medioeuropaeum) Associations du Luzulo-Fagion
Sols bruns sur Loess	Querco-Carpinetum caricetosum brizoidis

D'après Bourgenot (1956), les sols bruns issus d'argiles à chailles (silex) [36] sont très acides (pH 4,0 à 6,0), riches en fer, mais excessivement pauvres en calcium échangeable. On les appelle communément «sols siliceux»; le terme décalcifié serait plus exact, car il exprime que ces sols furent décalcifiés sous l'action combinée des précipitations et de la végétation. Cette décalcification est d'autant plus forte que la roche mère est pauvre en CO_3Ca et que la pluviosité est plus élevée.

[36] Selon Duchaufour (1956), l'argile à silex est un sol fossile, jouant le rôle d'une véritable roche mère, provenant de la décalcification de la craie; les argiles résiduelles sont plus ou moins mélangées d'éléments colluviaux détritiques. On peut trouver des sols actuels de type très différent sur argile à silex (sols bruns, sols lessivés, sols podzoliques).

Le tableau N° 4 donne une idée générale de quelques forêts acidophiles du Jura français. Il peut servir de point de comparaison avec les associations du Jura suisse et surtout de point de départ pour une étude plus poussée des conditions de végétation du versant français du Jura. Pour interpréter ce tableau, il faut savoir que les trois premiers peuplements sont d'anciens taillis sous futaies en conversion par vieillissement, tandis que les trois derniers sont des futaies de hêtres dont la conversion est terminée. D'autre part, le premier groupe végète sur un sol lessivé filtrant, issu d'argiles à silex, tandis que le second a pour roche mère des marnes (plus ou moins mêlées à des argiles à silex). La dominance de l'une des deux essences principales et la composition floristique résultent donc à la fois du traitement subi par la forêt et des conditions écologiques. C'est pourquoi il faudrait très bien connaître la région avant de pouvoir interpréter ces observations.

Nous traiterons donc séparément ces deux groupes de forêts:

Le premier groupe a beoucoup d'analogies avec le Querco-Betuletum helveticum (Etter, 1943) de la Suisse septentrionale: chênes courts aux fûts sinueux et souvent gélifs, aux houppiers larges et arrondis, quelques hêtres de très mauvaise qualité, des bouleaux et, en sous-étage, quelques sorbiers des oiseleurs.

Frangula Alnus	*Lathyrus montanus*
Melampyrum pratense	*Teucrium Scorodania*
Pteridium aquilinum	

sont des espèces des Quercetalia robori-petraeae, c'est-à-dire des chênaies atlantiques à bouleau. Par contre il n'y a, dans ce premier groupe, presque aucune espèce des Fagetalia (aucune même si l'on excepte les mousses). Contrairement aux «chênaies» du pied du Jura neuchâtelois qui sont dans le domaine du Melampyro-Fagetum (voir p. 22), la Chênaie à Bouleau que nous citons ici nous semble représenter plus qu'un simple stade de dégradation d'un Hêtraie. La station est plus chaude, le sol plus filtrant et plus pauvre en sels minéraux que celui du Melampyro-Fagetum.

Le second groupe rappelle davantage les Hêtraies acidophiles de l'étage submontagnard, avec *Fagus* dominant et *Quercus petraea* subordonné (voire même absent). Les espèces des Quercetalia robori-petraeae sont remplacées par quelques espèces des Querco-Fagetea et des Fagetalia. De plus, des espèces comme *Oxalis acetosella, Luzula pilosa, Athyrium Filix-femina, Lysimachia nemorum, Deschampsia caespitosa* indiquent que le sol est plus argileux et mieux pourvu en eau. Ce type de forêt laisse entrevoir une certaine analogie avec la variante à *Lysimachia* du Fagetum maianthemetosum (Etter, 1947).

Il est prématuré de vouloir tirer des conclusions d'observations si fragmentaires. Toutefois, nous pensons qu'indépendamment du traitement

qui a conféré leur physionomie actuelle à ces deux groupes de forêts, la composition pétrographique et la texture du sol jouent un rôle important dans la délimitation des milieux: celui que nous avons nommé Chênaie à Bouleau sera caractérisé par une productivité plus faible que celui qui est manifestement une Hêtraie. Le forestier tente d'améliorer le rendement du premier en augmentant la proportion du hêtre, tandis que dans le second, il essaie d'introduire le sapin blanc. Ces deux interventions nous semblent justifiées: elles traduisent empiriquement le fait qu'il s'agit de deux étages de végétation différents, délimités dans leur zone de contact par des facteurs édaphiques.

Localisation des relevés du Tableau N° 5

N°	Lieu
1	Forêt communale d'Etrappe sur l'Isle sur le Doubs (Doubs)
2	Forêt communale de Perrigny sur Lons-le-Saunier (Jura)
3	Forêt communale de Briod sur Lons-le-Saunier (Jura)
4	Forêt communale d'Etrappe sur l'Isle sur le Doubs (Doubs)
5	Forêt domaniale de La Verrière du Gros Bois. Le Valdahon (Doubs)
6	Forêt communale de Vellevans (Doubs)

VIII. CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Après avoir individualisé les unités sur le plan floristique et les avoir comparées avec d'autres groupements analogues des régions avoisinantes, nous avons déterminé leurs facteurs écologiques décisifs. Nous nous sommes aperçu qu'il n'était pas possible de différencier simplement (comme nous le pensions au début) les forêts croissant sur moraines de celles qui ont pour roche mère des éboulis de pente ou la roche calcaire en place.

Les associations acidophiles des lisières du massif végètent sur des roches mères variées: moraines mixtes (composées d'un mélange de cailloux calcaires et siliceux), argiles de décalcification à Silex, marnes, etc. Ces différents substrats n'ont en commun que leur richesse en terre minérale susceptible d'être plus ou moins profondément décarbonatée sous l'influence des précipitations et leur pauvreté relative en $Ca\ Co_3$.

En analysant d'une façon détaillée les sols de deux associations voisines, mais de productivité différente (Luzulo-Fagetum et Carici-Fagetum caricetosum montanae) situées à même altitude, toutes deux sur roche mère morainique, nous avons constaté de telles différences dans l'acidité, la profondeur de décarbonatation de la terre fine, la stabilité des grumeaux, la texture de la terre fine, la porosité et la teneur en eau disponible, qu'il était évident que les roches mères respectives (moraines) devaient avoir

une composition différente: effectivement, il s'avéra que la moraine du Luzulo-Fagetum (qui est la même que celle du Melampyro-Fagetum) contenait en moyenne 73 % de cailloux calcaires, avec une proportion de 32 % de carbonates, tandis que dans celle du Carici-Fagetum caricetosum montanae la proportion de cailloux calcaires était de 90 % et celle des carbonates de 46 % [37].

Avec Tüxen et Diemont (1937), nous pensons que, sous le climat tempéré des étages submontagnards et montagnards, la composition pétrographique des sols se traduit sur la végétation jusqu'au stade final d'une succession (qu'il s'agisse d'une association climacique ou spécialisée). Sur roches mères différentes, l'évolution des sols et de la végétation se poursuit en séries génétiques indépendantes, d'une façon parallèle, sans jamais atteindre un stade final commun.

A chaque étage correspond donc un groupe de climax comprenant deux ou trois groupements indépendants:

	Moraine mixte riche en éléments siliceux	Moraine mixte riche en éléments calcaires	Roche en place ou éboulis calcaires
Stations très chaudes de l'étage submontagnard	Lathyro-Quercetum	Groupements de transition ?	Lithospermo-Quercetum
Etages submontagnard et montagnard moyen	Melampyro-Fagetum	Carici-Fagetum caricetosum montanae	Carici-Fagetum caricetosum albae et Fagetum silv.
Etage montagnard moyen	Luzulo-Fagetum	Luzulo-Fagetum faciès appauvri	Abieti Fagetum

Le lithosol calcaire du Lithospermo-Quercetum n'évoluera jamais vers le sol brun acide du Lathyro-Quercetum, pas plus que le sol brun calcimorphe et argileux du Carici-Fagetum caricetosum montanae n'évoluera vers le sol brun lessivé, sableux et acide du Melampyro-Fagetum.

Dans le Jura méridional, où des associations acidophiles n'existent qu'à l'étage de la Chênaie, Quantin (1935) adopte le point de vue développé par Braun-Blanquet (1932) et admet qu'en supprimant l'action de l'homme et des animaux, le Lithospermo-Quercetum évoluerait vers une Chênaie à sol acide (Querco-Carpinetum et Querco-Betuletum) par les-

[37] La proportion des cailloux est exprimée par rapport au squelette seul, tandis que la teneur en carbonates se rapporte à la terre fine.

sivage des couches superficielles sous l'action des précipitations. Mais LACHAUSSÉE (1948) conteste ce point de vue; il observe que «la forêt feuillue thermophile (Lithospermo-Quercetum) paraît d'une stabilité remarquable tant que le climat local ne change pas». Pour cet auteur, «le tempérament du chêne pubescent et de tous ses compagnons méditerranéo-montagnards ou subméditerranéens est bien distinct de celui du chêne rouvre qui peuple le Querco-Betuletum». A l'étage de la Hêtraie, LACHAUSSÉE (op. cit.) précise que «les forestiers n'ont jamais constaté une acidifacation du sol sur les rendzines calcaires des plateaux».

Une certaine opposition semble donc se manifester entre ces deux auteurs au sujet de la notion de climax et de succession.

Dans son étude sur les forêts de sapin du Jura méridional, LEBEAU (1954) indique clairement «que le Jura méridional est dans l'ensemble une montagne de climat plus chaud et plus sec que le Jura comtois». Il paraît donc surprenant que dans ces conditions une Chênaie basiphile-thermophile puisse évoluer vers une Chênaie acidophile (Querco-Betuletum). C'est pourquoi nous pensons que les sols de ce dernier groupement étudié par QUANTIN étaient peut-être d'origine morainique.

Les observations que nous avons faites dans le Jura central ne nous permettent pas de suivre QUANTIN dans ses déductions et nous pensons que l'opinion de LACHAUSSÉE correspond mieux à la réalité. Nous rappelons en particulier ce que nous avons constaté dans le domaine du Quercion pubescenti-petraeae: le sol acide du Lathyro-Quercetum n'a été constaté qu'en relation avec la présence d'une couche (parfois très mince) de moraine alpine sableuse contenant du matériel siliceux (voir p. 68), tandis que le sol neutre du Lithospermo-Quercetum est issu des calcaires jurassiens (voir aussi FAVARGER et RICHARD, 1960).

Dans le même ordre d'idées, LÜDI (1935) se demande si les Chênaies acidophiles du Plateau suisse décrites par BRAUN-BLANQUET (1932) ne sont pas, partiellement du moins, des stades transitoires ou des régressions dûs à une culture séculaire en taillis sous futaie favorisant le chêne et les espèces héliophiles-acidophiles au détriment du hêtre: cet auteur précise que «sans l'influence de l'homme, une haute futaie de l'alliance du Fagion supplanterait la végétation du Quercetum roboris dont il ne resterait que des lambeaux». Plus loin, l'auteur expose encore comment, à son avis, les vieilles forêts de chênes semi-artificielles sont le résultat d'un traitement extensif en pâturage boisé destiné à la nourriture des cochons et non à la production de bois.

Ne connaissant pas suffisamment les conditions de végétation du territoire étudié par BRAUN-BLANQUET, nous ne pouvons pas nous prononcer sur le bien-fondé de l'opinion de LÜDI. Cependant, nous avons observé des cas analogues dans le Jura occidental français où le régime de la futaie succédant à celui du taillis-sous-futaie faisait apparaître une tendance

évolutive de forêts de chênes vers le Fagion. Au pied du Jura neuchâtelois, nous avons montré (voir p. 24) que certaines chênaies semi-artificielles végétaient en station de Melampyro-Fagetum et étaient menacées par l'envahissement du hêtre et du sapin.

Enfin, comme forestier, nous avons apporté une contribution au problème si important de la répartition du sapin blanc dans les forêts du pied du Jura. On sait qu'à la suite des années de sécheresse qui se suivirent de 1945 à 1950, une grande quantité de sapins sécha sur pied, à tel point qu'on envisagea de remplacer cette essence qualifiée de «non en station» par des essences plus résistantes. Comme l'expose Fankhauser (1949), les dégâts atteignirent une telle ampleur que le sapin a pratiquement disparu d'une grande partie des forêts bordant le lac de Bienne. En cherchant à analyser les causes de ce dépérissement, de Coulon (1949) compare la distribution des dégâts avec celle des associations naturelles et constate que la zone des bois bostrychés correspond à l'étage du Carici-Fagetum. D'autre part, il constate que l'intensité des dégâts est plus ou moins indépendante de la composition des peuplements. Il en déduit que le Carici-Fagetum représente un milieu défavorable à la culture du sapin blanc. Cet auteur se demande où le sapin est vraiment à sa place. Nous-même (1954) avons relevé que «le phytosociologue pourra limiter les travaux de transformation et de reboisement au minimum s'il parvient à déterminer la tolérance de chaque station au sapin». Or, par suite du déséquilibre croissant entre les prix des bois de feu feuillus et ceux des bois de service résineux, le sapin mérite de plus en plus les faveurs du forestier. Nous avons montré que le sapin peut être propagé sans inconvénient dans le Luzulo-Fagetum et, dans une certaine mesure, même dans le Melampyro-Fagetum. Dans le Carici-Fagetum caricetosum montanae par contre, l'eau disponible dans le sol ne permettra pas à cette essence d'atteindre un âge avancé sans succomber aux périodes de sécheresse, tandis que dans la sous-association à *Carex alba,* les réserves d'eau sont si faibles qu'il ne vaut même pas la peine de tenter y augmenter la proportion du sapin, car même le hêtre y souffre des périodes de sécheresse (Moor, 1952).

DEUXIÈME PARTIE

Les forêts acidophiles de résineux

APERÇU GÉNÉRAL

Les travaux de MOOR (1952, 1954) et de SCHWARZ (1955) ont apporté la preuve que les Pessières vraies [1] ne sont pas climaciques dans le Jura, mais n'existent qu'à la faveur de conditions écologiques spéciales. Ce point de vue est aussi celui de SCHMID (carte de la végétation de la Suisse). Toutefois ces conditions n'ont pas été entièrement élucidées par le travail de SCHWARZ. En outre, cet auteur ne s'est pas occupé des forêts de pins de montagne. C'est pourquoi nous avons jugé utile de reprendre l'étude des Pessières dans le cadre plus général d'une monographie des forêts acidophiles du Jura.

Les forêts naturelles d'épicéas et de pins de montagne du Haut-Jura ne sont nulle part en contact avec les forêts feuillues acidophiles des lisières du massif que nous venons de décrire.

Les associations que nous allons étudier ci-dessous ont en commun un groupe d'espèces indicatrices d'humus brut tourbeux et de climat local froid et humide; il s'agit de:

Picea Abies
Vaccinium Vitis-idaea
Listera cordata
Melampyrum silvaticum
Lycopodium annotinum
(manque dans notre Sphagno-Mugetum)
Rhytidiadelphus loreus
Pleurozium Schreberi
Ptilium crista castrensis
Sphagnum acutifolium

Nous décrirons successivement l'Asplenio-Piceetum, le Lycopodio-Mugetum [2], le Sphagno-Piceetum et le Sphagno-Mugetum qui font tous partie de la classe des Vaccinio-Piceetea. Par souci d'être complet, et pour mieux illustrer la limite entre les associations du Fagion et celles du Vaccinio-Piceion, nous décrirons encore, quasi en marge du sujet, l'Equiseto-Abietetum hylocomietosum des sols marneux décalcifiés sans humus brut. Disposant d'une vue d'ensemble sur tout le territoire jurassien où ces asso-

---

[1] Par opposition aux forêts secondaires où l'épicéa domine par suite d'interventions humaines (v. p. 80).

[2] Nous nous bornerons à étudier ici les forêts acidophiles de pins de montagne, végétant sur humus brut. Le Daphno-Pinetum (ou son vicariant à *Pinus Mugo*), pionnier des rochers calcaires nus des versants chauds, ne sera pas traité. Signalons également que dans le Jura, seule la variété *uncinata* Ramond du pin de montagne, à port érigé, existe à l'état spontané. Voir à ce sujet: GUINIER et POURTET (1950) et GUINIER (1958).

ciations sont très disséminées, nous pourrons définir, avec plus de sécurité que ce ne fut le cas jusqu'ici, les espèces caractéristiques et différentielles.

Après quoi, nous checherons à préciser les facteurs écologiques décisifs de chaque groupement, en nous basant sur l'étude morphologique de nombreux profils pédologiques et sur la distribution des stations selon la topographie. Au besoin, nous étudierons plus spécialement le climat du sol (voir p. 99), voire même sa composition granulométrique ou chimique (voir p. 116).

I. ASPLENIO-PICEETUM

Pessière à Asplénium. Block-Fichtenwald

Aubert et Luquet (1930) étudient, sans la nommer, cette association dans le Jura central. Aichinger (1933) la décrit sous le nom de Piceetum subalpinum dans les trous à gel des Karawanken. Braun-Blanquet (1939) se base sur l'étude d'Aubert et Luquet pour décrire la Pessière à *Listera cordata* et *Hylocomium umbratum*. Kuoch (1954) lui donne son nom actuel dans une étude sur les Alpes et les Préalpes suisses, tandis que Moor (1954) précise sa composition floristique et son écologie dans le Jura. Schwarz (1955) décrit une variante de Pessière à *Vaccinium Vitis-idaea* et une variante à *Vaccinium Myrtillus*.

1. *Physionomie.* — Pour le botaniste ou le forestier doué d'un certain sens de l'écologie, seules les forêts d'épicéas à croissance très lente, localisées sur les blocs ou les lapiaz recouverts d'humus, de mousses et de myrtillers, méritent le nom de Pessières à Asplénium.

La grande majorité des autres forêts jurassiennes actuellement composées d'épicéas fut influencée soit par le traitement sylvicole, soit par l'activité pastorale, au point de rendre le hêtre (et le sapin) incapable de concurrencer l'épicéa. Il s'agit de groupements de dégradation d'une association climacique du Fagion, en d'autres termes de forêts secondaires (voir cependant Sphagno-Piceetum).

La plupart des stations de l'Asplenio-Piceetum sont difficilement accessibles et relativement peu influencées par les coupes de bois. Le critère de la dominance de l'épicéa ne suffit cependant pas à caractériser la station. Le port de l'épicéa est caractéristique: fût très cylindrique, écorce finement écailleuse, branches courtes et descendantes, longs rameaux pendants donnant au houppier une forme de fuseau. Les peuplements sont toujours plus ou moins ouverts; il n'y règne pas du tout la même atmosphère sombre que dans une pessière artificielle. Certaines arbres semblent dépérissants, mais subsistent longtemps encore, malgré les conditions précaires. Le Sorbier des oiseleurs est la seule essence feuillue qui prenne part à la compoition de la strate arborescente. Le hêtre est rare et de vita-

Tableau 6. Asplenio-Piceetum

No du relevé		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	Constance %		
Altitude m		880	950	910	950	840	850	1030	1290	1250	1350	1160	1140	1170	1170	1200	1190	1090	1020	960	1375	1100	1180	850			
Exposition		W	SE	S	SSW	N	N	N	SW	-	E	ENE	N	SSE	N	-	NE	N	N	N	N	NW	N	N			
Pente %		35	80	55	10	40	50	30	40	0	30	55	50	10	10	0	50	100	90	90	30	50	70	65			
Recouvrement %	Y	100	90	70	80	70	70	70	80	40	70	70	95	80	75	40	70	80	60	85	40	70	50	30			
	¥	10	1	5	2	20	10	30	5	10	20	10	10	15	5	5	10	20	10	2	10	10					
	4	20	20	2	2	10	60	80	80	90	100	90	80	90	80	100	75	70	50	80	80	90	50	90			
	Ψ	60	95	15	90	100	90	100	70	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100			
Surface du relevé m2		200	200	100	50	100	100	50	100	200	100	200	200	200	100	200	100	100	100	200	200	100	50	150			
Sous-association		a) caricetosum digitatae								b) typicum															a	b	ass.
Arbres																											
Picea Abies	Y	4.4	5.5	4.4	5.4	4.4	4.4	4.2	5.5	3.4	4.4	4.3	4.4	5.5	3.2	3.2	3.3	4.4	4.4	5.5	3.2	4.4	3-4.2	2.2	100	100	100
	¥	-	-	+.1	+.2	-	-	2.1	+.1	+.1	r	1.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	1.2	1.2	+.1	+.1	+.1					
	4	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	+.1	r	-	+.1	-	-	+.1	-			
Sorbus aucuparia	Y	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	r	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-			
	¥	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	62	33	83
	4	+.1	-	-	r	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	r	-	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-			
Abies alba	Y	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	r°	-	1.1	+.1	3.2	-	+.1	1.1	-	+.1	-	-	-	-			
	¥	+.1	+.1	-	+.1	2.2	1.1	+.1	-	-	r	+.1	+.1	-	+.1	-	-	1.1	+.1	+.1	-	+.1	-	-	75	67	70
	4	+.1	1.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-			
Fagus silvatica	Y	2.1	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	1.1°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
	¥	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	r°	r°	-	r	-	r	-	-	r°	-	-	r°	-	-	-	62	40	40
	4	+.1	-	+.1	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Sorbus Aria	Y	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
	¥	+.1	r	-	r	+.1	+.1	+.1	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	37	20	43
	4	-	r	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
Acer Pseudoplatanus	¥	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-			
	4	1.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	r	-	-	-	-	-	-	37	20	26
Fraxinus excelsior	4	+.1	-	r°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9
Pinus Mugo	Y	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	7	4
Betula pubescens	¥	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	7	4
Arbustes:																											
Rosa pendulina		+.1	+.1°	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	r	-	+.1	+.1	+.1	-	-	75	80	78
Lonicera nigra		-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	1.1	1.1	1.2	1.1	+.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	-	-	50	80	70
Salix grandifolia		-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	+.1	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	+.1	(+)	+.1	-	53	35
Sorbus Chamaemespilus		-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	(+)	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	40	26
Lonicera Xylosteum		+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	-	13
Rhododendron ferrugineum		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	+.2	-	-	-	13	9
Corylus Avellana		r	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9
Ribes alpinum		-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	-	4
Espèces différentielles d'association																											
Prenanthes purpurea		r°	-	-	-	r°	-	-	+.1°	+.1	+.1	+.1	+.1	-	r	+.1	r°	-	-	r	+.1°	+.1	-	-	37	67	61
Adenostyles Alliariae		-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	1.1	+.1	+.2	r°	r°	-	r°	+.1	r°	-	r°	-	-	-	12	67	43
Asplenium viride		-	r°	-	-	-	-	+.1°	+.1	r	r	+.1	-	-	-	-	+.1	r	-	-	r	-	-	-	37	40	39
Dryopteris Filix-mas		-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	+.2	-	-	r	-	-	+.1°	-	r	-	-	-	-	12	40	30
Cardamine heptaphylla		-	-	-	-	r°	-	-	-	r	-	-	-	-	r	-	r	-	-	r	-	-	-	-	12	27	22
Espèces différentielles des sous-associations:																											
Carex digitata		+.1	2.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	r	r	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	87	13	39
Valeriana montana		+.1	+.1°	+.1	-	-	+.2	+.1°	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	75	7	30
Hypnum cupressiforme		2.2	1.2	1.2	2.2	1.2	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	-	26
Ctenidium molluscum		+.2	1.2	-	2.3	1.2	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	62	-	22
Convallaria majalis		-	+.1	r	-	r°	1.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	62	-	22
Corallorrhiza trifida		+.1	-	+.2	r	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	17
Epipactis atropurpurea		+.1	+.1°	+.1	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	17
Tortella tortuosa		+.1	+.1	+.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	17
Listera cordata		-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1	+.2	1.2	-	1.2	+.1	1.1	-	+.1	-	1.2	+.1	(+)	1.1	-	80	52
Hylocomium umbratum		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	2.3	2.2	-	3.3	-	-	-	-	-	+.2	-	-	33	22
Sphagnum quinquefarium		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.2	+.2	3.4	3.4	-	27	17
Sphagnum acutifolium		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3	1.3	2.2	-	-	-	-	20	13
Bazzania trilobata		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	+.2	-	-	2.3	-	-	20	13

Espèces caractéristiques d'alliance, d'ordre et de classe (Vaccinio-Piceion,-Piceetalia,-Piceetea)																										
Picea Abies	4.4	5.5	4.4	5.4	4.4	4.4	4.2	5.5	3.4	4.4	4.3	4.4	5.5	3.2	3.2	3.3	4.4	4.4	5.5	3.2	4.4	3-4.2	2.2	100	100	100
Pyrola secunda	2.2	+.2	1.2	1.2	1.2	1.2	(+)	-	+.2	+.1	1.1	1.1	+.1	+.2	+.1	+.2	+.1	1.2	-	-	+.2	+,1	+.1	87	87	87
Rhytidiadelphus loreus	-	-	-	2.2	-	-	4.5	2.2	2.3	2.3	2.3	4.4	3.4	4.4	1.2	2.2	3.3	1.2	3.3	3.3	2.2	2.3	+.2	37	100	78
Ptilium crista-castrensis	-	-	-	+.1	-	-	1.2	2.2	4.4	1.2	3.2	+.2	2.3	2.3	1.2	1.2	1.2	2.3	+.2	3.3	1.2	3.2	3.2	37	100	73
Pleurozium Schreberi	-	-	-	-	-	-	-	-	2.2	3.3	2.1	(+)	3.3	3.3	5.5	1.2	1.2	2.2	2.2	2.2	4.4	1.2	3.2	-	100	65
Melampyrum silvaticum	+.1	+.1	-	+.2	+.2	2.3	-	-	1.2	-	+.1	-	-	-	1.1	1.1	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	62	53	57
Dryopteris disjuncta	-	-	-	-	-	+.2	-	-	+.1	+.1	2.1	+.1	+.1	-	+.1	1.2	+.1	1.2	-	1.2	+.1	1.2	-	12	80	57
Vaccinium Vitis-idaea	-	-	-	-	-	-	-	1.2	1.2	+.1	2.2	-	+.1	-	1.2	1.2	-	2.2	2.3	-	1.2	1.2	3.2	12	73	52
Lycopodium annotinum	-	-	-	-	-	-	-	1.3	-	-	(+)	-	(+)	(+)	+.1	+.2	3.3	1.2	3.3	1.2	2.2	2.3	-	12	73	52
Listera cordata	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1	+.2	1.2	-	1.2	+.1	-	-	+.1	-	1.2	+.1	(+)	1.1	-	73	48
Hylocomium umbratum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	2.3	2.2	-	3.3	-	-	-	-	-	+.2	-	-	33	22
Peltigera aphthosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	(+)	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	27	17
Luzula luzulina	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	13	9
Plagiothecium undulatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	13	9
Lycopodium Selago	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	13	9
Rhododendron ferrugineum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	+.2	-	-	-	13	9
Pinus Mugo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	7	4
Compagnes:																										
a) herbacées																										
Vaccinium Myrtillus	-	-	-	-	-	3.3	4.4	4.4	4.4	5.5	5.5	4.5	5.5	4.4	5.5	3.4	3.4	2.3	3.3	5,5	5.5	2.2	4.4	37	100	78
Oxalis Acetosella	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.2	1.2	1.2	1.2	1.2	-	1.2	1.2	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	-	-	87	57
Hieracium murorum	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	r°	+.1	1.1	+.1	1.1	1.1	r	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	75	47	57
Maianthemum bifolium	-	-	-	-	+.1	1.1	-	+.1	1.2	+.2	1.1	(+)	(+)	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	1.1	-	37	53	48
Solidago Virga-aurea	-	+.1	-	-	+.1	-	-	1.1	+.1	+.1	r	-	r	-	+.1	-	1.2	+.1	+.1	-	-	-	-	37	53	48
Sesleria coerulea	1.2	1.2	r	(+)	-	-	+.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1°	1.2	-	-	1.2	-	75	20	39
Rubus saxatilis	-	-	r	r	-	-	+.1°	-	+.1	+.1	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	-	37	33	35
Dryopteris austriaca *	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	r	+.1	+.1	+.1	r	-	-	r	-	+.2	+.2	-	-	-	-	60	39
Polygonatum verticillatum	-	r°	-	-	-	-	+.1°	+.1°	+.1°	r°	+.1°	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	27	30
Luzula silvatica	-	-	-	-	-	+.1	(+)	-	1.2	+.1	(+)	-	-	-	-	-	-	-	1.2	1.2	-	-	-	25	33	30
Athyrium Filix-femina	-	-	-	-	-	-	-	+.1	r	r	+.2	+.1	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	27	22
Goodyera repens	+.1	-	-	+.2	-	-	1.2	-	-	-	-	1.2	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	13	22
Campanula rotundifolia	+.1	-	r	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	37	7	17
Geranium Robertianum	+.1	-	-	r°	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	-	13
Knautia silvatica	-	r°	-	-	-	-	-	-	1.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	13	13
Dryopteris Robertiana	+.1	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	25	7	13
Moehringia muscosa	-	+.1	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	25	7	13
Ranunculus aconitifolius	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r°	-	-	-	-	20	13
Galium pumilum	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	7	9
Polypodium vulgare	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	12	7	9
Veronica latifolia	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	9
Polystichum lonchitis	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	9
Paris quadrifolia	-	-	-	-	-	-	-	-	r°	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	9
Centaurea montana	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	13	9
Melica nutans	-	+.1	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9
Lathyrus vernus	-	-	r°	-	-	r°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9
Cicerbita muralis	-	r	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9
b) mousses																										
Dicranum scoparium	2.2	2.2	+.2	3.2	1.2	1.2	+.1	2.3	+.2	1.2	1.2	1.2	+.1	+.2	+.2	1.2	1.2	1.2	1.2	2.3	+.1	1.2	+.2	100	100	100
Hylocomium splendens	2.3	4.3	-	3.3	4.4	2.3	1.2	2.2	1.2	1.2	3.3	2.2	1.2	1.2	+.2	3.3	3.3	4.4	3.3	1.2	2.2	3.4	3.3	87	100	96
Rhytidiadelphus triquetrus	2.2	1.2	-	+.2	2.3	4.4	1.2	1.2	1.2	3.3	2.2	+.2	+.2	1.2	1.2	2.2	+.2	2.2	1.2	1.2	2.2	-	-	87	87	87
Plagiochila asplenioides	-	1.2	-	-	1.2	1.2	-	1.2	+.2	1.2	1.2	+.2	1.2	+.2	+.2	1.2	2.3	1.2	2.2	+.2	+.2	+.2	-	50	93	78
Polytrichum attenuatum	-	-	-	-	-	-	-	1.3	-	-	+.3	1.2	+.1	+.2	-	+.2	+.2	+.2	1.2	1.2	-	+.2	-	12	67	48
Georgia pellucida	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	1.2	+.2	-	-	-	-	+.2	+.2	-	-	-	1.2	1.2	12	40	30
Mnium punctatum	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	+.1	+.1	-	-	1.2	-	12	27	22
Calypogeia trichomanis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	+.1	+.2	1.2	-	-	-	-	-	27	17
Lepidozia reptans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	+.2	-	+.2	-	-	-	+.2	-	27	17
Thuidium tamariscifolium	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	2.2	-	-	-	-	2.2	-	-	-	-	-	20	13
Eurhynchium striatum	-	+.2	-	-	+.2	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	-	13
Rhodobryum roseum	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	12	13	13
Drepanocladus uncinatus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1	-	13	9
Dicranodontium denudatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	1.2	-	-	-	-	-	13	9
Neckera crispa	+.2	-	-	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9
c. lichens.																										
Cladonia pyxidata	+.2	+.1	+.2	+.2	+.2	+.1	-	+.2	-	-	+.2	+.2	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	87	33	52
Cladonia furcata	+.1	-	-	+.2	-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.2	-	+.1	+.2	-	37	53	48
Peltigera canina	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9
Peltigera polydactyla	-	-	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	9

* ssp. dilatata

Espèces ne figurent pas au tableau Accidentelles.

No 2: Metzgeria pubescens, Fissidens adianthoides var. collinus.
No 3: Amelanchier ovalis, Acer platanoides semis, Lonicera alpigena, Carex ornithopoda, Monotropa hypopitys, Bryum capillare, Barbula unguiculata.
No 4: Pinus silvestris arbre, Cystopteris fragilis, Mnium orthorrhynchum.
No 5: Asplenium trichomanes. No 7: Cardamine pentaphylla. No 8: Calamagrostis varia, Bellidiastrum Michelii.
No 9: Festuca altissima, Geranium silvaticum, Phyteuma spicatum.
No 11: Dryopteris austriaca ssp. spinulosa, Fissidens sp. No 12: Polystichum lobatum. No 13: Daphne Mezereum. No 15: Lonicera coerulea, Homogyne alpina.
No 16: Saxifraga rotundifolia. No 17: Lamium Galeobdolon, Tritomaria exsecta Blepharostoma trichophyllum. No 18: Mnium undulatum, Pohlia sp.
No 19: Lophozia quinquedentata, Lophozia Floerkei, Barzania tricrenata, Ptilidium ciliare.

lité réduite; il reste buissonnant. Le sapin blanc, garni de branches gourmandes, persiste souvent, par groupes ou par pieds isolés, abritant la régénération de l'épicéa [3]; il a fréquemment la cime cassée ou aplatie par le poids de la neige.

Les arbustes sont peu nombreux: l'Eglantine des Alpes aux splendides fleurs rouges et le Chèvrefeuille noir ont ici leur optimum jurassien.

Dans la sous-association typique, les myrtillers forment un tapis très dense; leur vitalité est souvent telle que la marche en est rendue malaisée. De-ci de-là, le Lycopode à rameaux d'un an étale ses longs rameaux rampants sur la mousse et dresse comme des bougies ses épis vert clair. Dans le parties les plus fraîches qui ne sont pas occupées par les myrtillers, de préférence dans les cuvettes moussues et froides, apparaît en juin ou juillet la charmante et délicate Listère cordée, avec ses deux feuilles opposées et ses fleurs aussi minuscules que décoratives. Le vert tendre de l'Oxalis et du Dryopteris de Linné jettent une note gaie dans l'austérité de cette forêt montagnarde. De-ci de-là, quelques hautes herbes trouvent un peu de terre au fond des fissures et se faufilent entre les blocs: fougères, Adenostyle à feuilles d'Alliaire, Fétuque des bois ou Prénanthe.

Les mousses et l'humus brut recouvrent les blocs d'un épais tapis, si bien que la prise de contact avec cette association s'établit aussi bien par le pieds et l'ouïe que par la vue: la marche sur ces tapis de mousse est silencieuse et élastique; il faut sauter d'un bloc à l'autre en évitant les fissures masquées par la mousse et les myrtillers. L'humus, mêlé de racines, vibre sous les pas et résonne sourdement.

L'aspect de la sous-association des versants chauds est moins évocateur. Il s'agit toujours de petites enclaves qu'un œil exercé reconnaît bientôt: un fragment de peuplement, parfois même seulement quelques vieux épicéas isolés au pied d'un éboulis, parmi les blocs et l'humus brut. Bien que très appauvrie, cette Pessière n'est pas une station dégradée du Fagion; son écologie très particulière le prouve.

2. *Composition floristique* (voir tableau N° 6). — L'épicéa règne en maître incontesté. Ni le hêtre, ni le sapin, ni l'érable sycomore ne parviennent à se développer normalement sur un sol aussi pauvre en terre minérale et sur un humus aussi acide. Tout au plus le sapin persiste-t-il par pieds isolés jusqu'à un âge avancé, mais il est caractérisé dans ce milieu défavorable par une forme défectueuse. Dans les clairières surtout, le Sorbier des oiseleurs atteint la taille d'un arbre.

Contrairement à ce qui se présente dans les peuplements décrits par Kuoch (1954), la couverture de la strate arbustive n'est que de 10 % en moyenne et les espèces ne sont pas nombreuses: seuls *Rosa pendulina*,

---

[3] Voir à ce sujet Duchaufour et Rousseau (1959).

Lonicera nigra, Salix grandifolia et *Sorbus Chamaemespilus* (Jura genevois et central seulement) ont une certaine importance.

Les espèces caractéristiques de l'alliance du Vaccinio-Piceion sont nombreuses (voir tableau de végétation N° 6).

Nous n'avons pas pu conserver les espèces caractéristiques d'association choisies par Braun-Blanquet (1939) et par Moor (1954), du fait que nous connaissons maintenant d'autres associations jurassiennes du Vaccinio-Piceion. Aucune des espèces citées par ces deux auteurs n'est suffisamment liée à l'Asplenio-Piceetum tel que nous le définissons. L'association n'a donc pas d'espèce caractéristique.

Comme espèces différentielles par rapport aux autres associations jurassiennes du Vaccinio-Piceion, nous avons choisi:

— *Prenanthes purpurea* et *Dryopteris Filix-mas* pour attester le contact avec le Fagion et les Fagetalia,

— *Adenostyles Alliariae* pour traduire le climat de l'étage montagnard supérieur et la proximité de la mégaphorbiée (Adenostylo-Cicerbitetum),

— enfin, *Asplenium viride* pour indiquer l'affinité écologique avec l'Asplenio-Cystopteridetum des fentes de rochers humides (parmi les compagnes et les accidentelles, voir aussi *Moehringia muscosa, Sesleria coerulea, Asplenium Trichomanes* et *Cystopteris fragilis).*

Sous-associations:

a) Asplenio-Piceetum typicum: *Listera cordata, Hylocomium umbratum, Sphagnum quinquefarium, Sphagnum acutifolium* et *Bazzania trilobata* traduisent le climat local particulièrement froid et humide ainsi que l'humus brut. Nous les avons choisies comme espèces différentielles de la sous-association typique. Parmi les compagnes et les accidentelles, citons encore *Dryopteris austriaca ssp. dilatata, Calypogeia trichomanis, Lepidozia reptans, Drepanocladus uncinatus, Lophozia quinquedentata, Lophozia Floerkei, Bazzania tricrenata* qui font partie du même groupe écologique. Enfin *Lycopodium Selago, Pinus Mugo* et *Rhododendron ferrugineum* nous indiquent l'affinité des stations les plus extrêmes avec le Lycopodio-Mugetum, tandis que *Betula pubescens* rappelle le Sphagno-Mugetum.

Dans le tableau N°6 où nous avons groupé les relevés selon l'écologie (et non selon l'altitude), nous voyons cette affinité avec le Lycopodio-Mugetum s'accentuer vers l'aile droite jusqu'au point où les espèces différentielles de l'association disparaissent à leur tour, du fait que les blocs sont entièrement recouverts par la mousse et les sphaignes. L'épicéa lui-même n'atteint plus les dimensions d'un arbre véritable; il reste plus ou moins rabougri.

Du reste, le profil de sol correspondant au relevé N° 23 est caractérisé par une couche d'humus brut tourbeux de 60 cm d'épaisseur (avec des

sphaignes), recouvrant un éboulis croulant, mêlé de terreau noir et contenant encore de la glace au mois de juillet (850 m d'altitude!). L'humus brut isole à tel point la végétation de la roche mère que celle-ci n'a quasi plus d'influence sur la composition floristique.

b) Asplenio-Piceetum caricetosum digitatae: Comme espèces différentielles de la sous-association des versants chauds et de la limite inférieure de l'association, nous avons choisi:

— *Carex digitata, Convallaria majalis, Valeriana montana, Epipactis atropurpurea* qui traduisent le climat local plus doux et plus sec ainsi que la proximité du Seslerio-Fagetum,

— *Corallorhiza trifida* qui indique l'humus brut sec,

— *Ctenidium molluscum* et *Tortella tortuosa* qui sont pionniers des éboulis.

Parmi les compagnes et les accidentelles, *Pinus silvestris, Amelanchier ovalis, Carex ornithopoda, Goodyera repens, Campanula rotundifolia* et *Melica nutans* indiquent l'affinité de ce groupement avec les forêts de pins.

Malgré sa pauvreté en espèces caractéristiques d'alliance et d'ordre, cette sous-association doit être rattachée à l'Asplenio-Piceetum dont elle représente les peuplements les moins typiques, proches de la limite inférieure. L'épicéa domine; *Pyrola secunda* forme de véritables colonies; les mousses sont moins abondantes; par contre les lichens, plus fréquents que dans la sous-association typique, témoignent d'une luminosité plus élevée et d'un climat plus sec.

3. *Systématique.* — L'Asplenio-Piceetum fait partie de l'ordre des Vaccinio-Piceetalia et de l'alliance du Vaccinio-Piceion Braun-Blanquet 1939 dont il possède un grand nombre d'espèces caractéristiques (voir tableau N° 6). Comme nous l'avons déjà montré au chapitre précédent, il est en contact avec les alliances du Fagion, de l'Adenostylion, du Potentilion caulescentis et du Pinion.

Si Kuoch (1954) a donné à la Pessière sur blocs le nom d'Asplenio-Piceetum, c'est pour illustrer le complexe de station. *Asplenium viride* évoque les rochers frais qui sont bien la roche mère de l'association. Kuoch donne une longue liste d'espèces différentielles des Asplenietea rupestris et du Fagion qui témoignent d'une association ouverte et d'une station plus riche en très gros blocs. Dans le Jura, nous avons observé que l'association n'était bien développée qu'aux endroits où ces espèces différentielles n'ont plus qu'une vitalité réduite; sur les très gros blocs, il n'y a plus de forêt, mais une mosaïque: épicéas isolés entourés de quelques espèces du Vaccinio-Piceion et de mousses d'une part; espèces du Potentillion caulescentis d'autre part. C'est pourquoi nous regrettons que l'association ne soit pas différenciée plutôt par une mousse; or nous ne connaissons précisément aucune mousse différentielle. Le nom d'Hylocomieto-Piceetum créé

par Moor en 1947 est trop vague: il peut s'appliquer à n'importe quelle forêt moussue d'épicéas (Spagno-Piceetum p. ex.). Force nous est donc de conserver le nom d'Asplenio-Piceetum que le temps et l'expérience ont consacré.

Selon Kuoch [4], le Piceetum montanum Braun-Blanquet 1939 serait une unité hétérogène comprenant aussi bien des stades de dégradation d'unités du Fagion (sous-ass. galietosum) qu'un groupement naturel climacique de l'étage montagnard des Alpes centrales (sous-ass. melicetosum). Le Piceetum subalpinum Braun-Blanquet 1950 par contre est une association climacique naturelle de l'étage subalpin inférieur dans les Alpes.

4. *Sol.* — Le sol de l'Asplenio-Piceetum présente les caractères très particuliers suivants:

— La roche mère consiste toujours en calcaires durs du Séquanien ou du Kimméridgien: soit lapiaz profondément fissurés, soit amoncellements de blocs de toutes dimensions entre lesquels subsistent de nombreux vides.

— L'humus de surface est du type Mor, ou humus brut, acide, granuleux ou fibreux, parfois tourbeux, très acide.

— La terre fine est presque noire, fine comme de la farine, excessivement riche en humus, mais pauvre en argile. Elle s'accumule en profondeur seulement, entre les blocs, hors d'atteinte de la plupart des racines. C'est un Mull calcique ou Mull-Moder calcique (Duchaufour, 1960).

— L'enracinement est superficiel, localisé dans la couche d'humus brut.

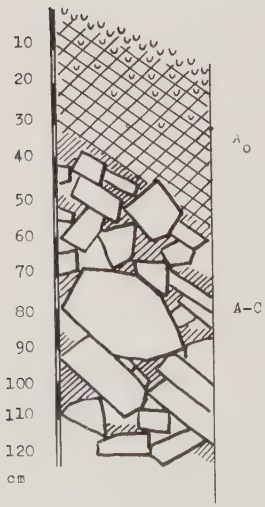


Fig. 13. Profil de *l'Asplenio-Piceetum*

a) Sous-association typique

Longeaigue. Buttes (Neuchâtel), 1020 m. N. 90 %
Relevé N° 19 du tableau N° 5

A_0 Couverture complète de mousses et de sphaignes, se transformant insensiblement en Mor tourbeux et fibreux conservant de nombreux restes végétaux non décomposés. La structure devient plus granuleuse vers le bas. Couleur: brun-noir. Aucune trace de squelette ni de terre minérale. pH: 4,2 à 10 cm, 5,6 à 30 cm. La zone principale d'enracinement correspond à l'extension de A_0.

A-C Blocs de toutes dimensions. Interstices partiellement remplis d'humus. Au contact des blocs calcaires, le Mor tourbeux se transforme progressivement en Mull calcique fin comme de la farine, de couleur noire. pH du Mull calcique: 7,5. Les blocs ne sont pas salis par l'humus noir; ils sont recouverts d'une fine pellicule d'eau de condensation.

[4] In litteris.

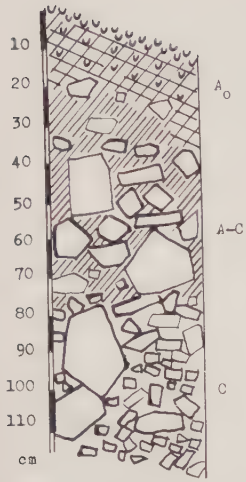


Fig. 14. Profil de *l'Asplenio-Piceetum*

b) Sous-association à *Carex digitata*

Les Chaumes - Pré Punel. Brot-Dessous (Neuchâtel), 910 m. S. 55 %
Relevé N° 3 du tableau N° 5

A_0 La fane de hêtre et d'épicéa recouvre toute la surface en couche épaisse et feutrée. Elle se décompose très lentement et se transforme progressivement en Mor brun et fibreux, très sec. Ni squelette, ni terre minérale. Toutes les racines principales sont concentrées en A_0. pH: en surface 5,5, à 5 cm 5,2.

A-C Blocs et graviers de toutes dimensions. Interstices partiellement remplis de Mull calcique noir excessivement fin, formant de petits grumeaux. pH du Mull calcique à 30 cm: 6,9. A partir de 60 cm l'humus est insensiblement remplacé par du gravier et un peu de terre minérale. La terre fine contient des carbonates à partir de 60 cm. pH à 80 cm: 7,3. Racines secondaires en petit nombre jusqu'au fond du sondage. La face inférieure des blocs est revêtue de précipitations calcaires formant de petits stalactites.

En résumé, le sol de l'Asplenio-Piceetum du Jura est un sol carbonaté humique à peine ébauché, ou Lithosol, recouvert d'humus brut. Il correspond au sol carbonaté humique alpin dans le sens de Pallmann et Hafter (1933).

5. *Climat local.* — Le climat local, bien que n'étant pas seul en cause, joue un rôle important dans la distribution de l'Asplenio-Piceetum.

a) Sous-association typique: Le froid ralentissant considérablement la décomposition des végétaux, contribue au développement du tapis d'humus brut isolant la végétation de la roche mère calcaire. Il confère aux arbres leur faible accroissement. C'est dans les parties les plus froides des versants nord, à proximité des baumes contenant de la glace toute l'année et dans les cuvettes à gel privées de terre minérale qu'on rencontre les peuplements les plus typiques. Ce sont ces peuplements qui sont les moins intéressants pour leur propriétaire, mais les plus utiles pour la protection du sol contre l'érosion.

b) Sous-association à *Carex digitata:* Il semble que dans cette station l'humification incomplète est causée plutôt par la sécheresse, mais les peuplements que nous connaissons sont trop rares pour que nous puissions mieux caractériser leur climat local.

Remarquons qu'avec l'altitude croissante, l'influence du climat local étant progressivement remplacée ou plutôt renforcée par celle du climat général, les peuplements de l'Asplenio-Piceetum du Jura colonisent des surfaces toujours plus importantes sans jamais toutefois supplanter les

groupements du Fagion. De strictement spécialisée qu'elle était à l'étage montagnard moyen, l'association devient subclimacique à l'étage montagnard supérieur. Dans le Haut-Jura genevois, sous l'influence de l'effet culminal, le climat devient tellement froid, humide et «venteux», qu'à partir de 1500 m d'altitude la Pessière sur blocs est remplacée par la Pineraie à Lycopode (voir pages 128 et 152).

6. *Répartition.* — Comme association spécialisée, en mosaïque avec les groupements du Fagion, l'Asplenio-Piceetum est répandu dans tout l'étage montagnard du Jura, mais exclusivement sur calcaires durs. Nous l'avons trouvé exceptionnellement à 650 m d'altitude, dans les gorges du Doubs, mais il n'est bien développé au versant nord qu'à partir de 800 m, sur blocs, en station très froide. Au versant sud, il est plutôt rare, exceptionnel au-dessous de 1200 m. Dans les stations plus élevées à climat plus froid et humide, il est de moins en moins strictement localisé. Nulle part dans le Jura il ne parvient cependant à jouer le rôle d'association climacique. C'est dans le Haut-Jura genevois et central que nous en connaissons les meilleurs peuplements: Crêt de la Neige, Col de la Faucille, La Dôle, Mont Tendre, Risoux, Dent de Vaulion, Creux du Van.

7. *Sylviculture.* — Les stations les plus extrêmes de l'Asplenio-Piceetum jouent un rôle essentiellement protecteur. La mousse et l'humus brut fonctionnent comme une éponge et empêchent les pluies de s'infiltrer trop rapidement dans les fissures du sous-sol et de provoquer des crues de rivières. En supprimant l'humus par des coupes abusives, on risque de supprimer du même coup la forêt!

Comme Moor (1954) le remarque très justement, l'épicéa de l'Asplenio-Piceetum, vu par les yeux du tecnicien forestier, ne représente pas l'optimum: il croît trop lentement! Bien que pour certains débouchés spéciaux, comme la lutherie, la lenteur de croissance soit une qualité, le technicien recherche surtout des bois à fort accroissement et ce n'est pas ici qu'il les trouvera. C'est plutôt dans les stations de l'Abieti-Fagetum festucetosum en contact avec l'Asplenio-Piceetum que le forestier trouvera les meilleurs sujets disposant à la fois des caractères particuliers de l'épicéa de Pessière et des conditions écologiques favorables de l'association climacique. Il les cultivera avantageusement en mélange avec le hêtre qui servira d'essence accessoire facilitant et accompagnant la régénération de l'épicéa. De bons exemples de ce mode de culture existent en particulier dans les forêts du Risoux suisse, de même qu'aux Cornées des Verrières et des Bayards (Neuchâtel).

Nous avons pu observer dans le Haut-Jura que de nombreuses stations d'Asplenio-Piceetum sur lapiaz sont devenues improductives du fait de la surexploitation.

Dans ce milieu spécial, on cherchera à provoquer la formation de la plus grande quantité possible d'humus brut pour restreindre les surfaces où la roche est à nu. Ce résultat ne peut être atteint que sous l'influence d'un microclimat aussi régulièrement humide que possible et seul le jardinage classique par pieds isolés remplit ces conditions. Comme l'épicéa forme lui-même une partie de l'humus nécessaire à sa régénération, on évitera de trop ouvrir les peuplements.

Le parcours du bétail est à proscrire d'une façon absolue, du fait que le piétinement détruit le lit de germination des semences et que le bétail ne trouve ici rien de nutritif.

Localisation des relevés du tableau N° 6. Asplenio-Piceetum

No	Lieu, Commune	Canton Pays	Carte	Coordonnées
1	Le Pélard. Côtes du Doubs. Biaufond	NE	CN 1124	555830/222700
2	Longeaigue. Buttes	NE	CN 1182	529700/191390
3	Les Chaumes. Pré Punel. Brot-Dess.	NE	CN 1163	549520/202260
4	Petite Côte. Travers	NE	CN 1163	541750/200400
5	Forêt sous le Mont. Villiers	NE	CN 1144	565100/212780
6	Forêt sous le Mont. Villiers	NE	CN 1144	565330/213350
7	Côtes de Moron. Les Planchettes ..	NE	CN 1143	547140/215380
8	Hasenmatt	SO	CN 1106	600680/232070
9	Forêt du Risoux. Les Rousses	France	CN 1240	494850/152020
10	Forêt de la Frasse. La Cure	France	CN 1260	493 /142
11	Le Creux du Van	NE	CN 1163	545500/198470
12	Bois de l'Envers. Les Bayards	NE	CN 1162	530200/199160
13	Poette Prise. Petite Charbonnière ..	NE	CN 1163	534780/199800
14	Les Cornées. Les Verrières	NE	CN 1162	528260/198090
15	Forêt du Risoux. Les Rousses	France	CN 1240	495550/153750
16	Le Creux du Van	NE	CN 1163	545420/198240
17	Le Prévoux. Le Locle	NE	CN 1143	544480/209850
18	Longeaigue. Buttes	NE	CN 1182	529490/191240
19	Longeaigue. Buttes	NE	CN 1182	529680/191440
20	Grand Risoux	VD	CN 1221	507940/167820
21	Col de la Faucille - Mijoux	France	CN 1260	490430/136510
22	Côtes Rouges. Gorges de l'Areuse ..	NE	CN 1163	548050/199140
23	Le Rategneu. Gorges de l'Areuse ..	NE	CN 1163	547520/199610

II. LYCOPODIO-MUGETUM

Pineraie à Lycopode. Bärlapp-Bergföhrenwald

Ainsi que nous le verrons plus loin (p. 89), ce groupement est constitué tantôt par des pins de montagne, tantôt par des épicéas rabougris. Cela explique les dénominations diverses qu'il a reçues de nos devanciers.

L'association a été brièvement décrite par Moor: la sous-association à *Salix retusa* en 1954, pro parte, sous le nom de «Tofieldio-Piceetum», la sous-association typique en 1957, sous le nom de Lycopodio-Mugetum. «Pinetum Mugi jurassicum» n. n. Moor est synonyme de Lycopodio-Mugetum typicum. Schwarz (1955) décrit un groupement appauvri à épicéas nains au Creux du Van, au Mont d'Or et au Bettlacherberg, toutefois sans donner de tableau de végétation. L'association est décrite ici pour la première fois dans son ensemble.

1. *Physionomie.* — Le botaniste entraîné à la marche en montagne, l'amateur de nature sauvage qui se rend au début du mois de juillet au Crêt de la Neige (1717 m) [5], dans le Département de l'Ain (France), contemplera le plus beau paysage subalpin du Jura: arêtes rocheuses boisées de pins de montagne érigés alternant avec de véritables gazons alpins. Le versant nord surtout offre de remarquables exemples de cette végétation subalpine: vieux pins tordus, de toutes dimensions, exposés aux vents violents, abritant des buissons de Rhododendron ferrugineux, d'Alisier nain et des trois espèces de *Vaccinium.* C'est ici qu'il trouvera de véritables tapis de Camarine, espèce très rare dans le reste du Jura. Lichenologues et bryologues y trouveront aussi leur compte: les énormes coussins d'humus brut couronnant les rochers sont couverts de lichens, de mousses, de Lycopodes et parfois même de Sphaignes.

Celui qui observera plus attentivement ces «forêts» (à peine si on peut leur donner ce nom) sera frappé par des îlots plus ou moins étendus d'arbres nains, ne dépassant guère 2 à 3 m de hauteur, toujours situés dans le bas des pentes d'éboulis ou dans les combes. Il y trouvera régulièrement le Saule à feuilles rétuses voisinant avec d'épais tapis de Sphaignes. Par une journée très chaude, il remarquera bientôt qu'il peut utiliser les trous du tapis de mousses comme armoire frigorifique: de partout sort de l'air froid.

Ailleurs, sur les éperons rocheux, les lapiaz, notamment au haut des bancs de rochers, sur les versants nord très raides, les pins peuvent dépasser 10 m de haut; ils ressemblent aux Aroles des Alpes.

2. *Composition floristique* (voir tableau de végétation N° 7). — Le domaine de *Pinus Mugo* correspond à la limite écologique des arbres dans le Jura. Lorsque l'épicéa subsiste dans le Lycopodio-Mugetum, ce n'est qu'à l'état rabougri.

Rhododendron ferrugineum, Empetrum hermaphroditum, Lycopodium Selago, Empetrum nigrum sont les espèces caractéristiques de l'association. *Empetrum hermaphroditum* est même caractéristique exclusive: on ne le rencontre dans aucun autre groupement jurassien; tandis que *Empetrum*

---

[5] Point culminant du Jura.

Tableau 7. Lycopodio-Mugetum

No. du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	Constance %			
Altitude M	1200	1500	1570	1680	1190	1190	1200	1200	1500	1570	1570	1580	1280	1320	1390	1420	1530	1550	1560	1590	1600	1620	1630	1640				
Exposition	NNE	NW	N	N	NNW	N	N	NE	NW	N	N	N	NNW	NNW	NNW	NE	NNW	NNW	N	N	N	N	N	SE				
Pente %	65	60	60	100	70	60	60	70	60	50	40	60	80	120	140	120	120	100	150	60	30	70	50	30				
Recouvrement % Y	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	60	80	30	60	70	60	50	70	40	30	60				
¥	1	20	10	2	30	40	70	80	90	90	10	50	5	10	1	10	70	60	20	30	50	30	60	25				
2	75	80	90	80	80	100	70	60	70	90	75	90	60	70	30	80	70	80	100	75	40	80	70	30				
Ψ	10	40	10	90	100	100	100	100	100	100	100	80	100	80	100	90	100	100	100	100	80	100	80	30				
Surface du relevé m2	100	100	100	50	50	100	100	25	50	100	50	100	30	50	25	25	100	50	50	100	50	100	100	56				
	a, salicetosum retusae												b. typicum												st.p.	a	b	ass
	stades pionniers																											
Arbres et arbustes																												
Pinus Mugo Y	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.3	3.2	4.4	3.2	4.2	4.3	3.3	3.3	4.4	3.2	3.2	4.2	-)	-)	100)	
¥	-	1.1	+.1	+.1	+.1	-	(+)	-	4.4	3.2	1.1	3.2	+.1	+.1	-	1.1	2.1	+.1	2.1	2.2	1.1	2.2	2.2	+.1	75)75	75)75	92)100	88
2	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	1.1	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	r	75)	25)	50)	
Sorbus aucuparia ¥	-	-	-	+.1	-	r	r	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	1.1	1.2	1.2	+.1	+.2	+.1	+.1	+.1	-	25)	75)	92)	
2	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	r	50)50	12)88	50)100	88
Picea Abies Y	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.1	3.2	-	-	-	-	1.2	+.1	-	-	-	-	-)	-)	34)	
¥	+.1	+.1	r	-	2.1	3.2	3.3	4.3	+.1	-	-	r	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	r°	-	-	75)75	75)88	59)67	75
2	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	r	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50)	37)	17)	
Rhododendron ferrugineum	-	1.2	+.1	2.3	-	-	-	-	2.2	4.3	1.2	3.3	-	-	-	-	4.4	3.3	+.2	3.3	2.2	1.2	3.3	2.2	75	50	67	63
Sorbus Chamaemespilus	-	-	-	-	(+)	(+)	-	-	+.1	1.2	+.2	+.2	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	+.2	+.2	+.2	1.2	+.1	-	75	67	59
Salix grandifolia	+.1	-	-	-	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	25	75	8	38
Juniperus communis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	+	3.3	+.1	+.1	+.2	-	25	42	29
Betula pubescens	+.1	-	-	-	1.1	+.1	2.2	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	50	-	21
Sorbus Chamaemespil. xMougeotii	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	+.1	+.2	-	12	25	17
Abies alba ¥	-	-	-	-	-	r°	r°	-	-	-	-	-	-	r°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r°	-	25	17	17
Salix hastata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	--	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	17	8
Sorbus Mougeotii	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	8	8
Espèces caractéristiques d'association																												
Rhododendron ferrugineum	-	1.2	+.1	2.3	-	-	-	-	2.2	4.3	1.2	3.3	-	-	-	-	4.4	3.3	+.2	3.3	2.2	1.2	3.3	2.2	75	50	67	63
Empetrum hermaphroditum	-	-	+.2	3.3	-	-	-	-	2.3	2.3	1.2	2.3	-	-	-	-	3.4	3.3	5.5	2.3	1.2	3.3	2.2	+.2	50	50	67	59
Lycopodium Selago	-	-	+.1	+.2	-	-	-	-	+.1	1.2	2.2	+.1	-	+.1	2.2	+.1	-	-	-	-	+.2	+.2	+.2	-	50	50	50	50
Empetrum nigrum	+.1	-	-	-	1.2	+.1	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	37	-	17
Espèces différentielles d'association																												
Cetraria islandica	1.2	2.3	1.2	3.3	3.3	1.2	1.2	2.2	+.1	1.2	2.2	1.2	-	+.2	-	-	2.2	1.2	1.2	1.2	3.3	3.3	2.3	+.2	100	100	75	88
Cladonia gracilis elongata	-	-	-	+.1	+.1	+.2	+.1	+.2	+.1	+.1	+.2	+.2	-	+.1	-	+.1	+.2	+.2	+.2	-	2.2	+.2	-	1.2	25	100	67	71
Dryas octopetala	4.4	4.4	4.4	2.3	-	-	-	-	+.1	-	+.2	1.2	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1	+.2	-	-	100	37	25	42
Carex sempervirens	2.2	2.3	3.3	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	75	25	17	29
Icmadophila ericetorum	-	-	-	+.1	+.2	+.2	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	25	37	25	29
Polytrichum alpinum	-	-	-	-	+.2	-	-	-	1.2	+.2	+.2	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	8	21
Arctostaphylos alpina	-	-	+.2	2.3	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	50	12	8	17
Espèces différentielles des stades pionniers et de la sous-association a																												
Bartsia alpina	+.1	+.1	(+)	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	17
Hutchinsia alpina	-	+.1	+.1	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	-	-	12
Tofieldia calyculata	1.1	2.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	12	-	17
Saxifraga Aizoon	+.1	-	+.1	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	-	-	12
Polygonum viviparum	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	-	-	12
Ranunculus alpester	1.2	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	-	8
Salix retusa	(+)	2.3	+.2	2.3	-	-	(+)	-	2.3	+.3	2.3	1.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	62	-	38
Soldanella alpina	-	1.2	+.2	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	50	25	8	21
Betula pubescens	+.1	-	-	-	1.1	+.1	2.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	50	-	21
Cladonia crispata	-	-	-	-	1.2	+.2	1.2	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	-	17
Drepanocladus uncinatus	+.1	+.2	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	25	-	17
Pinguicula grandiflora	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	50	12	-	12
Pyrola rotundifolia	-	-	-	-	-	+.1	+.1	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	-	12
Pyrola media	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	8
Sphagnum rubellum	-	-	-	-	1.2	-	-	-	-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	-	8

Espèces caractéristiques d'alliance, d'ordre et de classe (Vaccinio-Piceion, - Piceetalia, - Piceetea)																												
Vaccinium Vitis-idaea	r°	+.2	+.1	1.2	1.2	+.2	2.3	4.3	3.3	1.2	1.2	1.2	3.3	4.4	1.2	4.4	3.3	3.3	2.2	3.3	3.3	1.2	1.2	1.2	100	100	100	100
Pinus Mugo	-	1.1	+.1	+.1	+.1	-	(+)	-	4.4	3.2	1.1	3.2	3.3	3.2	4.4	3.2	4.2	4.3	3.3	3.3	4.4	3.2	3.2	4.2	75	75	100	88
Pleurozium Schreberi	-	-	-	3.3	3.3	4.4	4.3	1.2	3.3	3.3	1.2	4.4	1.2	1.2	-	1.2	3.3	2.3	3.3	3.4	3.3	3.3	3.3	2.2	25	100	92	83
Vaccinium uliginosum	1.2	2.2	2.2	3.3	4.4	2.2	2.2	1.2	1.2	1.2	3.3	2.2	-	-	-	-	-	1.2	+.2	+.1	1.2	3.3	2.2	-	100	100	50	75
Picea Abies	+.1	+.1	r	+	2.1	3.2	3.3	4.3	+.1	-	r	r	2.1	3.2	+.1	+.1	-	+.1	1.2	+.1	-	r°	-	-	75	88	67	75
Rhytidiadelphus loreus	+.1	-	-	+.1	+.2	2.2	2.2	+	1.2	1.2	-	1.2	1.2	3.3	-	1.2	3.2	2.2	2.2	3.3	-	2.2	1.2	-	50	75	75	71
Melampyrum silvaticum *	-	-	-	+.1	1.2	1.1	1.1	+.1	-	+.1	-	+.1	1.1	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	25	75	83	71
Pyrola secunda	+.1	+.1	-	-	1.1	1.2	1.2	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	1.1	-	+.2	+.1	-	50	75	67	67
Sorbus Chamaemespilus	-	-	-	-	(+)	(+)	-	-	+.1	1.2	+.2	+.2	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	+.2	+.2	+.2	1.2	+.1	-	75	67	59
Homogyne alpina	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	r	+.1	+.1	+.1	50	37	50	46
Listera cordata	-	-	-	-	+.2	2.2	1.1	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	+.1	+.1	+.2	-	-	-	-	-	50	42	38
Ptilium crista-castrensis	-	+.2	-	-	+.1	1.2	2.3	-	2.3	-	-	-	+.2	+.1	-	-	-	2.2	2.2	-	-	-	-	-	25	50	34	38
Peltigera aphthosa	-	-	-	-	(+)	(+)	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	8	17
Dryopteris disjuncta	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	--	-	25	17	17
Lycopodium annotinum	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	4.4	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	25	8	12
Pyrola minor	-	+.1	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	12	8	12
Compagnes																												
a. Espèces herbacées																												
Vaccinium Myrtillus	-	1.2	-	1.2	1.2	5.5	2.2	1.2	1.2	2.3	2.2	3.3	2.2	+.2	-	1.2	2.3	1.2	+.2	2.3	1.2	2.3	3.2	2.2	50	100	92	88
Sesleria coerulea	1.2	1.2	+.2	+.1	-	-	+.1	+.1	r°	r	+.2	+.1	+.2	+.2	1.2	+.1	-	-	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	100	75	83	83
Luzula silvatica	-	-	-	+.1	-	r	+.1	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	25	50	50	46
Galium pumilum var. anisophyllum	1.2	+.2	+.1	1.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	100	25	25	38
Bellidiastrum Michelii	+.2	1.1	+.1	+.1	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	+.1°	-	100	12	17	29
Solidago Virga-aurea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1°	-	-	r	-	12	25	17
Polygonum Bistorta	r°	-	-	-	+.1	r	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	37	-	17
Carex ornithopoda	(+)	-	-	-	-	-	-	r	-	r	r	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	37	-	17
Campanula cochleariifolia	r	-	+.1°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	50	-	17	17
Campanula rotundifolia	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	1.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	12	17	12
Hieracium murorum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	+.1°	+.1°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	12
b. mousses.																												
Hylocomium splendens	-	1.2	-	1.2	2.2	1.2	2.2	3.3	3.3	1.2	1.2	1.2	2.2	2.3	1.2	2.3	3.3	3.3	4.4	3.3	2.3	2.3	2.3	+.2	50	100	100	92
Dicranum scoparium	-	+.2	-	+.1	1.2	+.2	+.2	2.2	1.2	+.2	1.2	+.2	1.2	2.3	2.3	3.3	1.2	+.2	+.2	+.2	1.2	1.2	+.2	2.2	50	100	100	92
Rhytidiadelphus triquetrus	+.1	1.2	-	2.3	+.2	1.2	+.2	1.2	2.2	1.2	1.2	+.2	-	+.2	+.1	-	1.2	1.2	-	-	+.2	+.2	1.2	1.2	75	100	67	75
Polytrichum attenuatum	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.2	+.1	+.2	+.2	4.4	1.2	-	+.2	+.1	+.1	-	+.2	1.2	+.3	50	25	83	59
Ptilidium ciliare	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.2	-	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-	-	50	62	34	46
Bazzania tricrenata	-	-	-	+.2	1.2	+.2	-	-	-	-	-	-	+.1	2.2	-	1.2	+.1	-	+.2	-	-	+.2	+.1	-	25	25	59	42
Sphagnum acutifolium	-	-	-	-	3.3	1.2	1.2	3.4	-	4.4	4.4	-	3.3	-	-	-	-	3.4	-.2	-	-	-	-	-	-	75	25	38
Georgia pellucida	+.1	1.2	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.2	2.2	-	-	+.2	-	-	+.1	-	+.1	-	-	50	12	42	34
Lophozia sp.	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	25	25	42	34
Dicranodontium denudatum	+.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	50	-	34	25
Tortella tortuosa	1.2	+.2	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	75	-	17	21
Plagiochila asplenioides	-	-	-	-	-	+.1	+.2	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	25	25	21
Sphagnum quinquetarium	-	-	-	-	3.3	2.2	1.2	-	-	-	-	-	3.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	37	8	17
Polytrichum juniperinum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	1.2	-	+.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	34	17
Fissidens adianthoides	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	12	17	12
c. lichens.																												
Cladonia pyxidata	-	+.1	+.1	+.2	+.2	-	+.2	1.2	+.1	+.2	+.2	-	1.2	2.2	1.2	3.2	+.1	+.2	+.1	-	+.1	+.2	+.2	+.2	75	75	92	83
Cladonia rangiferina	-	2.2	-	2.2	1.2	1.2	1.2	2.3	+.2	1.2	1.2	2.2	1.2	+.2	-	-	+.2	+.2	-	+.2	1.2	1.2	1.2	-	50	100	59	71
Cladonia furcata	-	+.1	-	1.2	-	+.2	+.1	-	-	+.2	-	-	-	+.1	-	-	+.2	1.2	-	+.2	2.2	+.2	+.2	1.2	50	37	67	54
Cladonia squamosa	-	-	-	+.1	-	+.2	+.2	+.2	-	-	1.2	-	+.2	+.2	-	1.2	-	-	-	+.1	-	+.2	+.2	1.2	25	50	59	50
Cladonia silvatica	-	-	-	+.2	2.2	1.2	2.2	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	25	37	25	29
Cladonia deformis	-	-	-	+.1	+.2	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	25	25	-	12

* y compris Melampyrum paludosum

Espèces ne figurant pas au tableau (Accidentelles)

No 1: Pinguicula vulgaris, Androsace lactea, Alchemilla conjuncta, Gentiana Clusii, Gymnadenia albida, Gymnadenia odoratissima, Anemone narcissiflora, Festuca pumila, Thlaspi montanum, Asplenium viride, Epipactis sp., Ctenidium molluscum, Ditrichum flexicaule, Meesea trichodes, Orthothecium rufescens. No 2: Alchemilla conjuncta, Scabiosa lucida, Knautia silvatica. No 3: Anemone narcissiflora, Ranunculus Thora. No 4: Festuca pumila, Phyteuma orbiculare, Saxifraga rotundifolia. No 5: Orthothecium intricatum, Pohlia spl, Cephalozia connivens, Cladonia coccifera, Mya anomala, Dicranum undulatum. No 6: Acer Pseudoplatanus, semis, Cephalozia media, Cephalozia connivens, Lepidozia reptans. No. 7: Knautia silvatica, Carex digitata, Cardamine pratensis, Centaurea montana. No 8: Lonicera nigra, Majanthemum bifolium No 9: Rubus saxatilis, Peltigera polydactyla.

No. 10: Phyteuma orbiculare, Cladonia degenerans, Mya anomala. No 13: Calamagrostis varia, Prenanthes purpurea, Rosa pendulina, Sphenolobus minutus, Plagiothecium laetum, Calypogeia trichomanis. No 14: Prenanthes purpurea, Sorbus Aria arbuste, Calypogeia trichomanis, Sphenolobus minutus, Bartramia norvegica, Cladonia coccifera, Cladonia degenerans. No 15: Festuca ovina, Neckera crispa, Neckera Menziesi var. jurassica, Hypnum cupressiforme, Mnium orthorrhynchum, Cladonia fimbricata. No 16: Hypnum cupressiforme, Lepidozia reptans. No 18: Valeriana montana, Cephalozia media. No 22: Pulsatilla alpina, Cladonia alpestris. No 23: Dicranum Mühlenbeckii. No 24: Valeriana montana, Pulsatilla alpina, Calamagrostis varia Polygonatum verticillatum.

nigrum se trouve aussi dans le Sphagno-Mugetum, où nous lui attribuons la valeur d'une caractéristique d'alliance (lac des Rousses). *Rhododendron ferrugineum* subsiste, ici et là, dans les peuplements clairs de l'Asplenio-Piceetum du Jura central, mais plutôt dans l'association de lisière, avec *Sorbus Chamaemespilus*, en particulier dans les stations dont l'écologie rappelle le Lycopodio-Mugetum (p. ex. La Barillette sur Saint-Cergue, 1400 m, Fond du Creux du Van, 1180 m).

Les espèces caractéristiques d'association font partie de l'horizon de transition entre l'étage subalpin et l'étage alpin; elles mettent en évidence que le Lycopodio-Mugetum est bien la dernière station qu'un arbre puisse encore coloniser dans la zone de combat contre le vent ou le froid.

Comme espèces différentielles d'association et pour souligner le complexe de station «humus brut - limite supérieure des arbres», nous avons choisi d'une part des espèces héliophiles-acidophiles, typiques de l'humus brut, comme *Cetraria islandica, Cladonia gracilis elongata, Icmadophila cricetorum* et *Polytrichum alpinum*, d'autre part des espèces alpines des Seslerietalia (gazons alpins) comme *Dryas octopetala, Carex sempervirens* et *Arctostaphylos alpina*. L'association est extaordinairement riche en mousses et lichens.

Sous-associations

a) Le Lydopodio-Mugetum salicetosum retusae colonise le bas des pentes d'éboulis exposées au nord où la neige persiste longtemps et où le sous-sol reste gelé la plus grande partie de l'année (voir chapitre «sol»). Les arbres restent nains! Les espèces différentielles sont des espèces alpines ou nordiques tolérant l'humus brut suintant: *Salix retusa, Betula pubescens, Soldanella alpina, Pinguicula grandiflora, Pyrola rotundifolia, Pyrola media, Sphagnum rubellum, Drepanocladus uncinatus* et *Cladonia crispata*.

Ce groupement fut décrit par Moor (1954 et 1957) *pro parte* au Creux du Van sous le nom provisoire de Tofieldio-Piceetum. En effet, ici comme dans tout le Jura central et septentrional, l'épicéa remplace le pin de montagne dans cette station. Nous avons examiné de plus près ce curieux groupement du Creux du Van: comme Moor (1957) le laisse entendre, il s'agit bien, dans les cas décrits par cet auteur (1954), d'une mosaïque de stations différentes:

1. L'éboulis plus ou moins nu dans les endroits où la végétation et l'humus sont empêchés de se développer sous l'effet des chutes de pierres et de corniches de neige: c'est ce que nous appellerons les stades pionniers, avec *Bartsia alpina, Hutchinsa alpina, Tofieldia calyculata, Saxifraga Aizoon, Polygonum viviparum* et *Ranunculus alpester*.

2. L'éboulis recouvert d'une couche plus ou moins épaisse d'humus brut dans les surfaces protégées contre les chutes de pierres et de corniches de neige: Les deux stations reposent sur le même sous-sol froid et suintant.

Après avoir étudié des stations analogues, mais avec *Pinus Mugo,* au Crêt de la Neige (Jura genevois), nous avons remarqué que, mis à part le pin de montagne [6] et quelques espèces dont l'aire de répartition ne s'étend pas jusqu'au Creux du Van, les deux groupements étaient les mêmes. Du reste, qu'ils soient épicéas ou pins de montagne, aux deux endroits les arbres restent nains! Il s'agit donc d'un cas intéressant de vicariance géographique que nous discuterons plus bas (p. 93-94).

Pour ne pas multiplier les noms d'association et pour tenir compte de l'étonnante concordance écologique et floristique, nous avons décidé, d'entente avec Moor, de grouper sous le même nom les peuplements d'épicéas nains du Jura central et de pins de montagne nains du Jura genevois. Des études ultérieures montreront s'il est nécessaire de distinguer deux associations, l'une à épicéa, l'autre à pin de montagne.

b) Le Lycopodio-Mugetum typicum colonise de préférence les pentes rocheuses escarpées exposées au nord, et battues par les vents violents. Il n'a pas d'espèces différentielles. C'est un groupement très pauvre en plantes herbacées, mais riche en mousses et en lichens. Le sol n'y est pas gelé en profondeur et la neige, soufflée par le vent, ne peut pas s'accumuler. Le sol est plus sec et exposé à une forte évaporation. A ces conditions écologiques correspondent les caractères suivants de la végétation: le pin ne reste pas nain; il est toujours accompagné de *Sorbus aucuparia,* parfois même de l'épicéa. *Juniperus communis* est plus fréquent, tandis que les sphaignes et *Vaccinium uliginosum* sont plus rares que dans la sous-association à *Salix retusa.*

Le Lycopodio-Mugetum typicum est répandu jusque dans le Jura soleurois (Hasenmatt), mais très appauvri, avec *Pinus Mugo, Sorbus Mougeotii, Lycopodium Selago, Vaccinium Vitis-idaea, Pyrola secunda,* de nombreuses mousses et des lichens. Il faut aller jusqu'au Crêt de la Neige pour le trouver dans toute sa plénitude, avec *Rhododendron ferrugineum, Sorbus Chanaemespilus* et *Empetrum hermaphroditum.*

3. *Evolution de la végétation.* — Nous avons observé l'évolution de la végétation et du sol au Creux du Van, dans l'aire de répartition du Lycopodio-Mugetum avec épicéas rabougris [7]. L'endroit le plus favorable est une plage d'éboulis nu située vers 1200 m d'altitude, exposée au NE et entourée de toute part d'épicéas nains [8] sur humus brut. Nous avons cons-

---

[6] Il y a quelques individus de Pinus Mugo dans l'éboulis du fond du Creux du Van.

[7] Nous pensons que le même raisonnement peut s'appliquer par analogie aux peuplements de pins de montagne du Jura genevois.

[8] Avec quelques pins de montagne.

taté que c'est aux mousses et aux sous-arbrisseaux nains qu'échoit le rôle de colonisateurs et que les arbres s'intallent en dernier lieu, n'ayant en somme qu'une influence secondaire sur la genèse de la station.

Les premiers colonisateurs de l'éboulis et des blocs sont:

Ranunculus alpester
Campanula cochleariifolia
Galium pumilum var. anisophyllum
Arabis alpina
Salix grandifolia

puis, lorsque un peu d'humus s'est accumulé entre et sur les blocs, on voit apparaître:

Dryas octopetala
Salix retusa
Carex sempervirens
Sesleria coerulea
Carex ornithopoda
Asplenium viride
Pinguicula vulgaris
Tofieldia calyculata
Gymnadenia odoratissima
Vaccinium uliginosum
Androsace lactea
Thlaspi montanum
Tortella tortuosa
Ctenidium molluscum

C'est à ce stade qu'apparaissent simultanément les premiers arbres et les indicateurs d'humus brut, toutefois avec une vitalité réduite:

Picea Abies
Pinus Mugo
Pyrola secunda
Cetraria islandica

En s'étalant en éventail par dessus les blocs, c'est *Dryas octopetala* qui forme la plus grande partie du terreau noir et déjà acide qui commence à recouvrir les blocs et remplit partiellment les interstices entre ceux-ci (pH des feuilles de *Dryas* en voie de décomposition: 5,8). Ce sont les tiges souterraines et les racines de *Dryas* qui stabilisent la surface de l'éboulis. En même temps les mousses (*Tortella tortuosa* surtout) s'accumulent à l'abri des colonies de Dryades, isolant progressivement la végétation de la roche calcaire. Il se forme de véritables tapis compacts d'humus brut mêlé de tiges de Dryades. Cet humus est déjà acide: nous avons mesuré, au contact de la roche calcaire, des pH de 5,2 — 5,7 — 6,0! Les racines de *Dryas* restent en contact avec la roche calcaire tandis que leurs tiges s'étendent sur plusieurs mètres, entourées de mousses et d'humus brut, à tel point que la plante semble végéter sur la mousse.

C'est à ce moment que s'installent progressivement les espèces les plus acidophiles:

Pleurozium Schreberi
Drepanocladus uncinatus
Hylocomium splendens
Empetrum nigrum
Vaccinium Vitis-idaea
Melampyrum silvaticum (vitalité réduite)
Betula pubescens

A ce stade, *Dryas* est encore très abondant, tandis que *Ranunculus alpester, Androsace lactea, Tofieldia calyculata* et *Arabis alpina* disparaissent.

Les îlots d'humus brut et de mousses s'accroissent en épaisseur et en surface et finissent par former un véritable tapis recouvrant complètement l'éboulis calcaire. C'est à ce moment que la végétation du Vaccinio-Piceion devient homogène en même temps qu'apparaissent les dernières espèces du cortège des acidophiles:

Sphagnum sp. pl.	*Vaccinium Myrtillus*
Ptilium crista-castrensis	*Maianthemum bifolium*
Rhytidiadelphus loreus	*Pyrola rotundifolia*
Peltigera aphthosa	*Lycopodium annotinum*
Cladonia crispata	

Les arbres atteignent leur plus grande dimension, soit 2 à 3 m de haut!

Les seules espèces calcicoles qui subsistent, comme *Dryas, Salix retusa, Carex sempervirens* ou *Sesleria coerulea* ont des racines suffisamment longues leur permettant de rester en contact avec la roche calcaire, ou alors végètent sur des îlots de rochers qui émergent du tapis de mousses. Et c'est précisément ce qui différencie le Lycopodio-Mugetum du Sphagno-Mugetum qui n'a aucun contact avec la roche mère.

Ce n'est donc pas le Seslerio-Sempevirentetum qui évolue vers le Lycopodio-Mugetum, comme on pourrait le croire; mais il se trouve que certaines des espèces composant cette pelouse calcicole fonctionnent comme pionniers d'une association acidophile. Lycopodio-Mugetum et Seslerio-Sempervirentetum sont deux stades finaux, deux climax édaphiques qui peuvent exister côte à côte (p. ex. au Crêt de la Neige, partiellement déjà au Creux du Van) dans des conditions différentes, le premier sur les blocs de l'éboulis grossier, le second sur l'éboulis plus fin, riche en terre fine calcaire. Nous pensons que sous le climat du Haut-Jura, un véritable gazon alpin ne peut pas s'établir sur les blocs: en effet, grâce au climat local froid et humide, la roche très dure se recouvre de mousses et d'humus brut avant d'être altérée et le peu de Mull calcique développé est entraîné en profondeur hors de l'atteinte des racines. Ce sont les débris des végétaux seuls (de mousses surtout) qui forment l'humus brut croissant en épaisseur indépendamment de la roche mère; l'humus brut contient suffisamment d'humidité pour que les pins ou les épicéas puissent s'y développer. Au contraire, les pentes de fins éboulis, plus riches en terre fine minérale, sont plutôt le domaine de la pelouse à *Carex sempervirens* et *Sesleria.*

Pour fixer les idées, nous pensons qu'on peut établir le schéma de succession suivant:

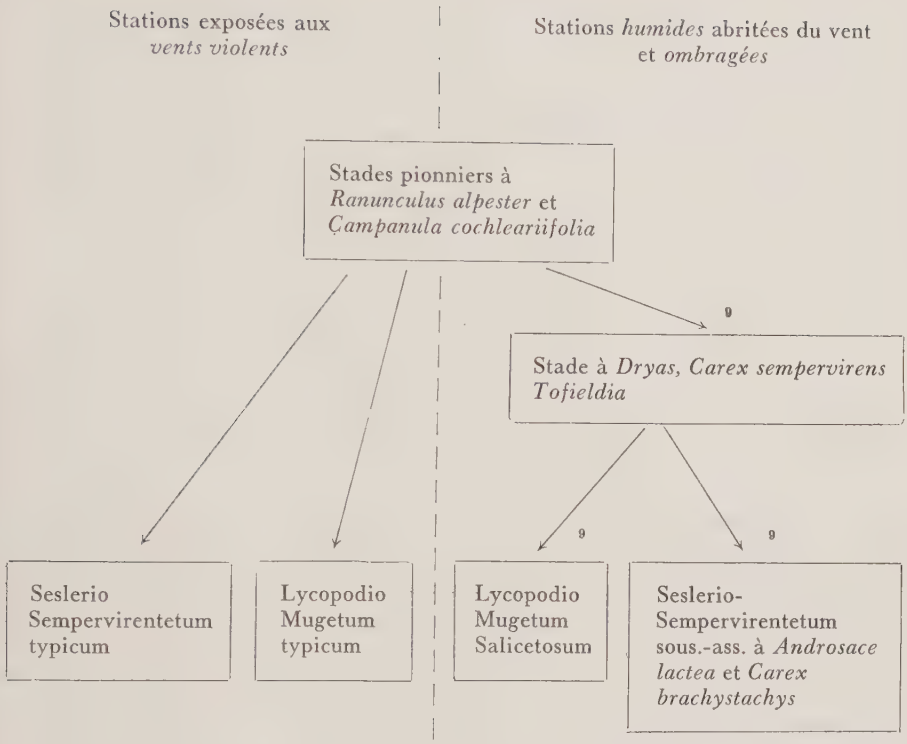


Fig. 15. Evolution de la végétation subalpine et alpine dans le Jura

Moor [10] pense qu'à l'étage subalpin le stade *Dryas Tofieldia* évolue vers la forêt de pins de montagne rabougris, tandis qu'à l'étage alpin il aboutit au Seslerio-Sempervirentetum. Une étude plus approfondie des rapports entre les pelouses alpines et la zone de combat de la forêt sera nécessaire pour élucider ces conditions de succession.

D'autre part, on pourrait se demander si les peuplements d'épicéas nains ne représentent pas un stade de succession aboutissant à l'Asplenio-Piceetum et si les peuplements de pins de montagne rabougris ne sont pas des stades pionniers du Lycopodio-Mugetum typicum. Nous ne pensons pas qu'une telle évolution soit possible aussi longtemps que subsiste le climat du sol froid et humide qu'on rencontre sous les peuplements d'arbres nains. Nous reprendrons cette question au chapitre suivant.

Nous aimerions tenter d'expliquer ici le phénomène de vicariance géographique: pin de montagne - épicéa entre le Crêt de la Neige et le

[9] De très petites surfaces de ces trois groupements, répartis en mosaïque, forment ce que Moor (1954) a nommé Tofieldio-Piceetum.

[10] Communication orale 1959.

Creux du Van. Les facteurs écologiques nous semblent devoir céder le pas aux facteurs historiques: les profils de sols sont identiques et le sous-sol est froid et humide aux deux endroits. Peut-être les combes du versant nord du Crêt de la Neige sont-elles moins abritées que le Creux du Van. Du reste, le plus sûr garant de l'homologie des deux stations réside dans le cortège floristique dont la similitude est presque parfaite [11]. Nous pensons qu'il faut plutôt faire intervenir des raisons d'ordre historique: Comme l'expriment Favarger, Richard et Duckert (1959), il est probable que le Jura genevois a servi de refuge aux espèces alpines pendant la glaciation de Würm, les hauts sommets étant par endroits libres de glace. Au contraire, le fond du Creux du Van fut occupé très longtemps par un glacier local dont il n'est pas exclu qu'il subsiste aujourd'hui encore des restes sous l'éboulis, à l'état fossile. On peut penser qu'à l'époque où le pin de montagne aurait pu coloniser l'éboulis du Creux du Van, la glace le recouvrait encore. Lorsque la glace eut enfin fondu, tous les alentours étaient depuis longtemps déjà peuplés d'épicéas [12] qui servirent de semenciers. Au Crêt de la Neige, par contre, l'épicéa n'a sans doute jamais joué qu'un rôle secondaire. La place que tient actuellement le pin de montagne dans la zone culminale du Crêt de la Neige nous paraît un argument de plus en faveur de l'hypotèse d'un important refuge d'espèces alpines dans le Haut-Jura genevois pendant les glaciations.

Un même phénomène de vicariance nous est offert par *Empetrum hermaphroditum* (Crêt de la Neige) - *Empetrum nigrum* (Creux du Van). *Empetrum hermaphroditum*, espèce arctique-alpine, a pu endurer la glaciation du Würm dans les refuges du Haut-Jura genevois, tandis qu'*Empetrum nigrum* est venu plus tard, probablement des Vosges. Voir à ce sujet: Favarger, Richard et Duckert (1959).

4. *Systématique.* — Le Lycopodio-Mugetum est l'association jurassienne du Vaccinio-Piceion la plus riche en espèces caractéristiques. C'est celle aussi qui est la mieux isolée (géographiquement et écologiquement) des groupements de l'ordre des Fagetalia dont elle ne conserve que fort peu d'espèces.

Ce sont des espèces des pelouses alpines calcicoles (Seslerio-Sempervirentetum, Elyno-Seslerietea), des combes à neige (Salicetum retuso-reticulatae) et de la ceinture des arbrisseaux nains (Empetro-Vaccinietum cetrarietosum, Loiseleurio-Cetrarietum cladonietosum) qui sont différen-

---

[11] Cette similitude devient encore plus frappante si l'on sait que *Rhododendron-ferrugineum* existe au Creux-du-Van (en bordure de l'Asplenio-Piceetum) et que *Soldanella alpina* y a existé autrefois.

[12] On sait, d'après les études palynologiques, que la recolonisation de l'Europe centrale par l'épicéa, après les glaciations, s'est produite à partir de l'est.

tielles par rapport aux autres associations jurassiennes du Vaccinio-Piceion et qui traduisent le complexe de station.

Le nom, composé de deux espèces du Vaccinio-Piceion, exprime donc bien la pureté de l'association et sa position centrale dans l'alliance.

En résumé, le Lycopodio-Mugetum a des affinités floristiques et écologiques avec les groupements suivants:

Rhododendro-Mugetum (Mugeto-Rhodoretum hirsuti) Br.-Bl. 1939
Spagno-Mugetum juniperetosum Kuoch 1954
Asplenio-Piceetum Kuoch 1954
Rhododendro-Vaccinietum (Rhodoreto-Vaccinietum) Br.-Bl. 1927
Empetro-Vaccinietum Br.-Bl. 1926
Salicetum retuso-reticulatae Br.-Bl. 1926
Seslerio-Sempervirentetum Br.-Bl. 1926
Loiseleurio-Cetrarietum Br.-Bl. 1926
Arctostaphylo-Loiseleurietum Oberdorfer 1950

5. *Sol.* — Comme il faut s'y attendre d'après la composition floristique, le sol du Lycopodio-Mugetum a presque la même constitution que celui de l'Asplenio-Piceetum typicum [13].

Voici la description de deux profils:

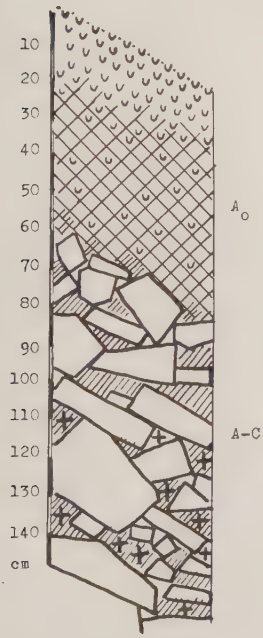


Fig. 16. Profil du *Lycopodio-Mugetum*

a) Sous-association à *Salix retusa*

Le Creux du Van, 1190 m. Relevé N° 5 du tableau N° 6

0-20 cm: Couverture complète de sphaignes, autres mousses et lichens non décomposés. pH: 3,8.

20-60 cm: Les mousses se transforment progressivement en Mor tourbeux entrelacé de nombreuses racines. Le Mor devient de plus en plus compact jusqu'au contact avec les blocs. Couleur: brun-noir, devenant presque noir à la limite inférieure. pH: à 50 cm 4,8.

60-100 cm: Amoncellement de blocs calcaires de toutes dimensions (5-100 cm de ϕ) avec de nombreux vides où circule de l'air froid. Toutes les pierres sont recouvertes de buée et de gouttelettes d'eau de condensation; elles ne sont pas salies par l'humus noir qui s'accumule dans les interstices. Ce Mull calcique, fin comme de la suie, est presque noir; son pH est de 7,4.

100-140 cm est plus: à partir de 100 cm, la terre fine est gelée et il subsiste de la glace entre les blocs. (6. 7. 1957.)

[13] Les facteurs différentiels entre ces deux stations sont d'ordre microclimatique. Voir page 152.

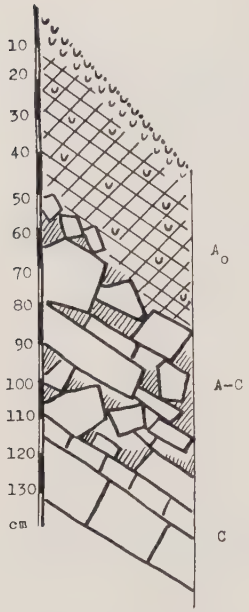


Fig. 17. Profil du *Lycopodio-Mugetum*

b) Sous-association typique

Le Crêt de la Neige, 1540 m. Relevé N° 17 du tableau N° 6

0-5 cm: Couverture presque complète de mousses et de lichens. Quelques plages d'humus brut noir et sec à nu.

5-50 cm: Mor tourbeux entremêlé de nombreuses racines, plus sec que dans la sous-ass. à *Salix retusa.*

50-110 cm: Amoncellement de blocs calcaires de toutes dimensions, avec de nombreux vides partiellement remplis de Mull calcique très fin et presque noir. Le sous-sol n'est pas gelé.

110 cm et plus: Roche en place.

En résumé, le sol du Lycopodio-Mugetum est un lithosol (ou sol carbonaté alpin sensu Pallmann et Hafter 1933) recouvert d'une épaisse couche d'humus brut. Il est comparable à celui de l'Asplenio-Piceetum (voir p. 84). C'est par le climat local que les deux stations diffèrent essentiellement, non par leur sol.

Dans la sous-association à *Salix retusa,* la roche mère est formée de blocs de calcaire dur de grosseur variable et entre lesquels subsistent de nombreux vides où circule de l'air froid et humide. Le sous-sol reste gelé la plus grande partie de l'année [14]. L'humus est du type Mor (ou même hydromor), composé en majeure partie de restes de sphaignes, de mousses et de lichens. Il est très acide (pH de l'ordre de 4: extrêmes mesurés: 3,3 et 4,8 en surface), tourbeux, humide et compact. L'humus brut proprement dit est recouvert de 10 à 20 cm de mousses non décomposées (sphaignes surtout). Le tout peut atteindre plus de 70 cm d'épaisseur. La terre fine n'est pas en contact avec la zone d'enracinement. Elle s'accumule en profondeur, entre les blocs. Elle est presque noire, pulvérulente à l'état sec, excessivement riche en humus, mais pauvre en argile. C'est un Mull calcique à pH de l'ordre de 7. L'enracinement est superficiel, très dense, sans contact avec la roche mère calcaire.

La sous-association typique colonise plus fréquemment les lapiaz, la roche compacte des éperons ou des arêtes. Malgré tout, on peut dire que la

[14] Pour les détails concernant la température du sol, voir p. 99 et suivantes.

roche mère est la même. Aucun sondage n'y a relevé l'existence de glace permanente. L'humus brut composé de restes de lichens, de mousses et d'aiguilles de pin, est également très acide, tourbeux en profondeur, plus sec que celui de la sous-association à *Salix retusa.* Il n'est pas toujours recouvert par les mousses vivantes. Ce n'est pas un Mor de sphaignes, mais de lichens et de mousses.

6. *Climat local.* — Il et très spécial: la sous-association à *Salix retusa,* localisée au bas des éboulis exposés au nord et protégés du rayonnement solaire par des parois de rochers, végète dans une zone d'accumulation de neige et d'air froid. C'est le climat froid du sol qui est le facteur décisif. (Voir température du sol, p. 99 et suivantes.)

Par contre, la sous-association typique colonise des stations exposées aux vents violents et soumises à une évaporation intense. La neige, chassée par les tourbillons de vent, ne peut pas s'accumuler sur ces crêtes et fond relativement vite grâce à l'intense absorbtion de chaleur de l'humus noir. Elle est localisée sur le flanc nord et au sommet des arêtes rocheuses. Au-dessus de 1500 à 1600 m toutefois, l'exposition semble ne plus jouer de rôle: le Crêt de la Neige possède de bons exemples de ce groupement sur lapiaz, en exposition SE. Le sous-sol, très filtrant, ne reste pas gelé pendant la période de végétation.

Dans les deux cas, la surface du sol est soumise à des écarts de température considérables.

7. *Répartition.* — Nous connaissons cette association des endroits suivants dans le Jura:

Le Crêt de la Neige, Département de l'Ain, France (sous-associations salicetosum et typicum, tous deux dans leur optimum), Roche Verte sur Saint Cergue (appauvrie, sans *Pinus Mugo*), Dent de Vaulion (typicum), éboulis du Mont d'Or, France (très appauvrie, avec épicéas nains, sans *Pinus Mugo*), Suchet (typicum), Aiguilles de Baulmes (typicum), Fond du Creux du Van (salicetosum, avec épicéas nains et quelques *Pinus Mugo*), Dos d'Ane du Creux du Van, versant N (typicum), Crête de la Montagne de Boudry (typicum), Hasenmatt, versant W (typicum, appauvri). Schwarz (1955) signale des épicéas nains au Bettlacherberg: cette station semble très pauvre en espèces subalpines, comme celle du Mont d'Or.

Dans les Alpes, nous avons vu des peuplements comparables dans des conditions écologiques analogues, au fond du Vallon de Draversay-sur-Monthey (Valais), entre 1550 et 1600 m d'altitude (avec épicéas nains, *Rhododendron ferrugineum, Salix retusa, Betula pubescens, Bartsia alpina, Dryas octopetala, Carex sempervirens, Tofieldia calyculata, Bellidiastrum Michelii, Arctostaphylos alpina, Pyrola secunda et minor, Lyco-*

podium Selago, Vaccinium Myrtillus et *Vaccinium Vitis-idaea, Cetraria islandica,* etc.). SCHWARZ signale ce même groupement au Gasterntal. Dans le canton d'Appenzell, FELBER (1884) décrit un peuplement d'épicéas nains dont il précise déjà l'écologie et l'accroissement.

Dans les Vosges, près du Col de la Schlucht (versant E), nous avons observé, vers 1100 m d'altitude, sur une paroi de rochers granitiques suintants, un groupement comparable au Lycopodio-Mugetum typicum et dont voici le relevé succint:

+.1 *Picea Abies*
+.1 *Sorbus aucuparia*
1.2 *Deschampsia flexuosa*
+.2 *Lycopodium Selago*
+.2 *Vaccinium Myrtillus*
+.2 *Calluna vulgaris*
+.1 *Leontodon pyrenaicus*
2.3 *Polytricum gracile* (?)
2.2 *Rhytidiadelphus loreus*
2.3 *Sphagnum sp.*
1.2 *Bazzania trilobata*
1.2 *Plagiothecium undulatum*
+.2 *Hylocomium splendens*

Localisation des relevés du tableau N° 7. Lycopodio-Mugetum

No	Lieu	Canton Pays	Carte	Coordonnées
1	Creux du Van	NE	1163	545570/198240
2	Crêt de la Neige	France	1280	484590/126090
3	Crêt de la Neige	France	1280	484400/125670
4	Crêt de la Neige	France	1280	484450/125540
5	Creux du Van	NE	1163	545830/198230
6	Creux du Van	NE	1163	545750/198210
7	Creux du Van	NE	1163	545680/198200
8	Mont d'Or	France	1202	517320/176600
9	Crêt de la Neige	France	1280	484600/126080
10	Crêt de la Neige	France	1280	484400/125690
11	Crêt de la Neige	France	1280	484240/125690
12	Crêt de la Neige	France	1280	484300/125660
13	Le Dos d'Ane. Creux du Van	NE	1163	545930/199270
14	Le Dos d'Ane. Creux du Van	NE	1163	545820/199230
15	Dent de Vaulion	VD	1202	516550/170800
16	Dent de Vaulion	VD	1202	516980/171040
17	Crêt de la Neige	France	1280	484540/125980
18	Crêt de la Neige	France	1280	484600/126040
19	Crêt de la Neige	France	1280	484640/126050
20	Crêt de la Neige	France	1280	484 /1256
21	Crêt de la Neige	France	1280	484 /1256
22	Crêt de la Neige	France	1280	4844 /1256
23	Crêt de la Neige	France	1280	484450/125600
24	Crêt de la Neige	France	1280	484560/124260

8. *Sylviculture.* — La Pineraie à Lycopode est une association-relique improductive qui devrait absolument rester à l'écart des interventions sylvicoles. Elle remplit une mission de protection importante: la couverture d'humus brut, fonctionnant comme une éponge, empêche l'infiltration rapide des eaux de pluie en profondeur et atténue la dissolution de la roche calcaire.

Nous avons compté au microscope l'âge de deux épicéas nains du Creux du Van: l'un mesurait 1,5 cm de diamètre au pied et était âgé de 80 ans, l'autre avait 10 cm de diamètre et un âge de 200 ans! La largeur moyenne du cerne d'accroissement varie donc de 0,1 à 0,2 mm! Dans les Alpes, Schröter (1926) mesure la largeur moyenne du cerne d'accroissement d'un pin de montagne rampant; à 2400 m (Col de la Bernina), il obtient 0,5 mm pour un tronc âgé de 50 ans. Rosenthal (cité par Schröter) mesure 0,27 mm pour un arbre âgé de 90 ans. Pour trouver des accroissements de l'ordre de ceux que nous avons mesurés au Creux-du-Van, il faut comparer avec *Salix herbacea* pour lequel Schröter a mesuré 0,1 mm à 2440 m d'altitude.

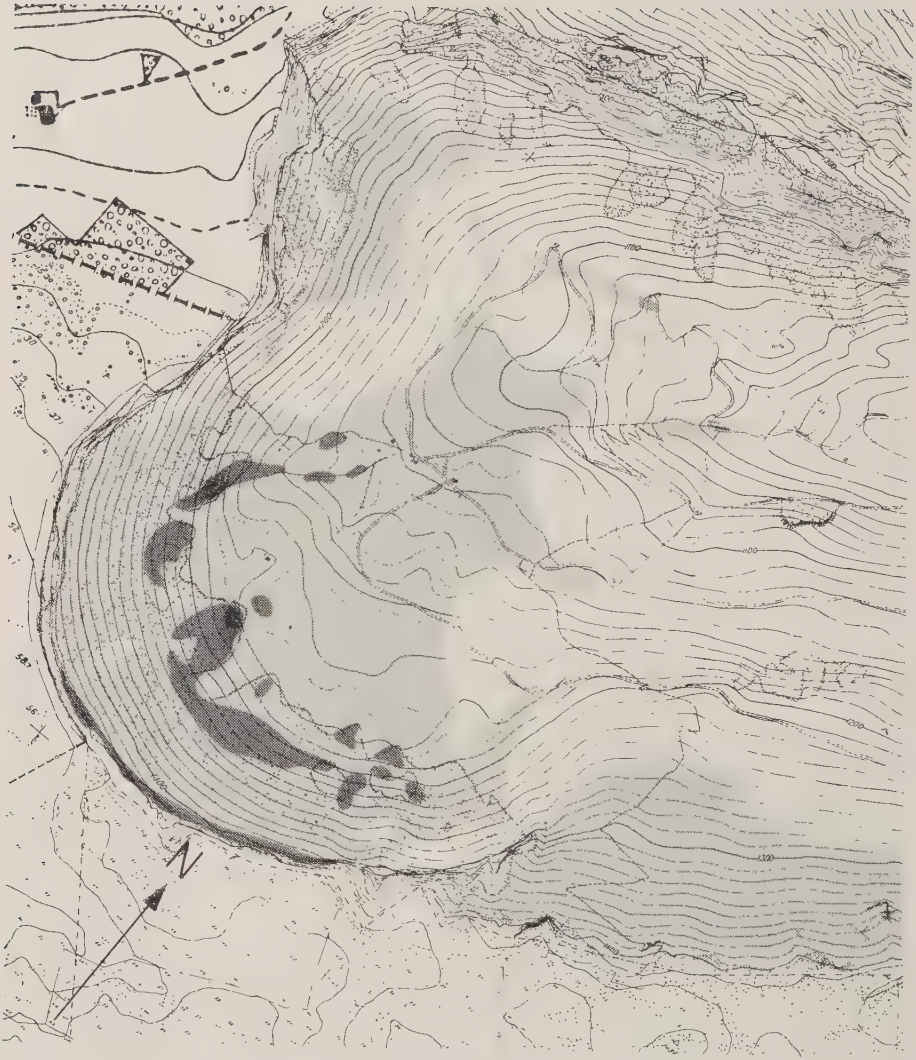
III. ÉCOLOGIE DES STATIONS D'ÉPICÉAS NAINS

Les peuplements d'épicéas nains qui peuplent le pied de l'éboulis du Creux du Van dans toute la partie sud du cirque ont été étudiés depuis longtemps au point de vue floristique. Ces épicéas, qui sont âgés de 100 à 200 ans, ne dépassent guère 2 m de haut et ne fructifient pas [15]; ils sont accompagnés de *Betula pubescens, Salix grandifolia, Sorbus aucuparia* et de quelques pieds de *Pinus Mugo.* Nous avons exposé (voir p. 90) les raisons pour lesquelles nous avons décidé de rattacher ces peuplements à la sous-association à *Salix retusa* du Lycopodio-Mugetum, bien que *Pinus Mugo* soit rare au fond du Creux du Van. Pour la composition floristique, nous prions le lecteur de consulter le tableau de végétation du Lycopodio-Mugetum (relevés 1, 5, 6, 7), ainsi que les travaux de Moor (1954, 1957) et de Schwarz (1955, 1957).

Moor (1954) reconnaît déjà les particularités écologiques de cette station: climat du sol froid et humide avec de la glace persistant jusqu'en été. Ce même auteur (1957) pense que le froid du sol est un facteur écologique décisif et que sans ce climat subpolaire du sol, cette station serait peuplée par l'Asplenio-Piceetum qui revêt effectivement les parties où un éboulis plus épais isole la végétation du froid du sous-sol. Ce microclimat froid serait entretenu par un affleurement de marnes argoviennes sous l'éboulis.

---

[15] Ils n'ont pas fructifié en 1958, tandis que tous les épicéas dans le Jura étaient couverts de cônes.



Le Creux du Van (1 : 14 000)

Fig. 18. Stades successifs de la fonte des neiges au Creux du Van

Surface enneigée le 30 avril 1958

Surface enneigée le 15 mai 1958

Surface enneigée le 31 mai 1958

Nous avons constaté personnellement le 4 juillet 1957 que l'humus brut tourbeux était encore gelé à partir de 40 cm de profondeur et que le sol était encore entièrement gelé. Au printemps 1958, nous avons relevé les stades successifs du retrait de la neige au Creux du Van et constaté que c'était dans la surface peuplée d'arbres nains que la neige persistait le plus longtemps [16] (voir figure 18).

Mieux encore, en automne 1958, après une légère chute de neige qui eut lieu les derniers jours d'octobre, toute la surface occupée par les arbres nains resta enneigée pendant le mois de novembre [17], alors que partout ailleurs la neige avait fondu au bout de quelques jours (voir figure 19). Cette surface correspond à l'extension du Tofieldio-Piceetum Moor 1957.

Pour nous permettre d'étudier les conditions de température et d'humidité du sol, le Dr F. Richard, chef du laboratoire de pédologie de l'Institut fédéral de recherches forestières de Zurich, mit à notre disposition ses deux assistants et tout le matériel nécessaire à l'installation de trois stations permanentes de mesures. La température du sol est déterminée à l'aide d'un Thermistor, tandis que l'humidité est mesurée grâce à la conductibilité électrique d'une électrode-sandwich. Electrode et Thermistor sont couplés, de sorte qu'on peut mesurer du même coup l'humidité et la température. Pour la description de la méthode et des appareils, nous renvoyons le lecteur à l'ouvrage de Colman et Hendrix (1949).

Pour commencer, il nous importait surtout de connaître les températures. Faute de temps, nous avons dû remettre à plus tard l'interprétation des données sur l'humidité.

Nous avons procédé comme suit pour la préparation des stations: Après avoir ouvert des profils d'une largeur de 1,50 m et d'une profondeur suffisante pour atteindre la roche mère (1,50-1,80 m), nous avons placé des électrodes-sandwich avec Thermistor, à raison de 5 par horizon [18], en contact aussi intime que possible avec le substrat et reliées à une série de fiches groupées en surface dans une boîte où fut coulée de la paraffine comme isolant. Puis, nous avons refermé les profils en ayant soin de déposer chaque couche dans sa situation primitive, afin de conserver au sol des conditions aussi naturelles que possible. Par la suite, nous avons relevé les températures et l'humidité à l'aide d'un microampèremètre une fois par mois pendant l'hiver et tous les quinze jours pendant la période de végétation, invariablement aux environs de 10 h. du matin. A cette heure, les stations indiquées sont à l'ombre.

Les trois stations furent installées aux endroits suivants (voir Fig. 19):

1. Abieti-Fagetum festucetosum altissimae: 200 m à l'est du Sentier du Single. Altitude: 1220 m. Exposition: N. Pente: 30 %. Sol carbonaté humique avec profil du type AC

---

[16] L'extension de la neige en date du 15 mai trompe, car il faudrait y ajouter les endroits où la neige persiste entre les blocs, sous la surface, ce qui ferait apparaître probablement que toute la surface occupée par les arbres nains est encore enneigée.

[17] Période ininterrompue de temps stable avec brouillards élevés.

[18] Dans chaque cas, nous avons considéré trois horizons: A_0 (A_1 dans l'Abieti-Fagetum), AC et C. Il y a donc 15 mesures par station puisque chaque horizon a 5 électrodes. Les valeurs figurant dans nos graphiques et nos tableaux sont donc des moyennes de 5 mesures.

sans humus brut. Peuplement régulier d'épicéas et hêtres. Hauteur des arbres: 20-25 m. Station de référence représentant les conditions moyennes de l'association climacique de l'étage montagnard moyen. Profondeur des électrodes: A_1: 5 cm, AC: 40 cm, C: 130 cm.

Le Creux du Van (1:14000)

Fig. 19. Surface restée enneigée pendant tout le mois de novembre 1958
Croquis du 1. 12. 58

Localisation des stations de mesure de température:

1. *Abieti-Fagetum*
2. *Asplenio-Piceetum*
3. *Lycopodio-Mugetum*

2. Asplenio-Piceetum typicum: 300 m au sud de la Fontaine Froide. Altitude: 1190 m. Exposition: nord-est. Pente: 50 % (relevé N° 16 du tableau N° 6). Sol carbonaté humique recouvert d'une épaisse couche d'humus brut. Peuplement régulier d'épicéas de 15 m de haut, situé sur l'un des cônes d'éboulis s'avançant dans le domaine des arbres nains. Il est probable que pour cette raison les températures du sous-sol ne représentent pas exactement la moyenne d'un Asplenio-Piceetum. Elles sont sans doute trop basses! Toutefois nous avons choisi cette station parce qu'elle permettait de voir si, comme nous le supposions, c'était bien l'épaisseur de l'éboulis qui, en isolant la végétation du sous-sol froid, déterminait la différence d'écologie, et parce qu'elle se trouvait à proximité im-

médiate de la station des arbres nains et à la même altitude. Profondeur des électrodes: A_0: 5 cm, AC: 60 cm, C: 140 cm.

3. Epicéas nains (faciès appauvri du Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae): 400 m au sud-est de la Fontaine Froide. Altitude: 1190 m. Exposition: NNW. Pente: 70 % (relevé N° 5 du tableau N° 7). Eboulis grossier; lithosol recouvert d'une épaisse couche d'humus brut et de mousses (avec sphaignes). Peuplement clair d'épicéas nains (1 ex. de *Pinus Mugo*), bouleaux et saules. Hauteur des arbres: 1 à 3 m. Profondeur des électrodes: A_0: 5 cm. AC: 70 cm, C: 160 cm.

Les mesures effectuées depuis le début du printemps 1958 nous donnent les profils de température suivants pour les trois stations analysées (voir Fig. 20).

Le graphique supérieur montre a) que l'horizon A_0 réagit rapidement aux variations de la température de l'air, b) que malgré la couverture protectrice de neige, la surface du sol gèle pendant l'hiver dans les trois cas. Le graphique du milieu groupe les 3 horizons médians AC. Il fait apparaître une différence marquée entre l'Abieti-Fagetum d'une part et les deux stations du Vaccinio-Piceion d'autre part: tandis que l'horizon AC de l'Abieti-Fagetum se réchauffe pendant l'été presque autant que l'horizon A, ce n'est pas le cas pour l'Asplenio-Piceetum et encore moins pour le Lycopodio-Mugetum. A cette profondeur, le sol de l'Abieti-Fagetum dégèle pendant 8 mois en moyenne, celui de l'Asplenio-Piceetum pendant 6½ mois et celui du Lycopodio-Mugetum pendant 3½ mois seulement.

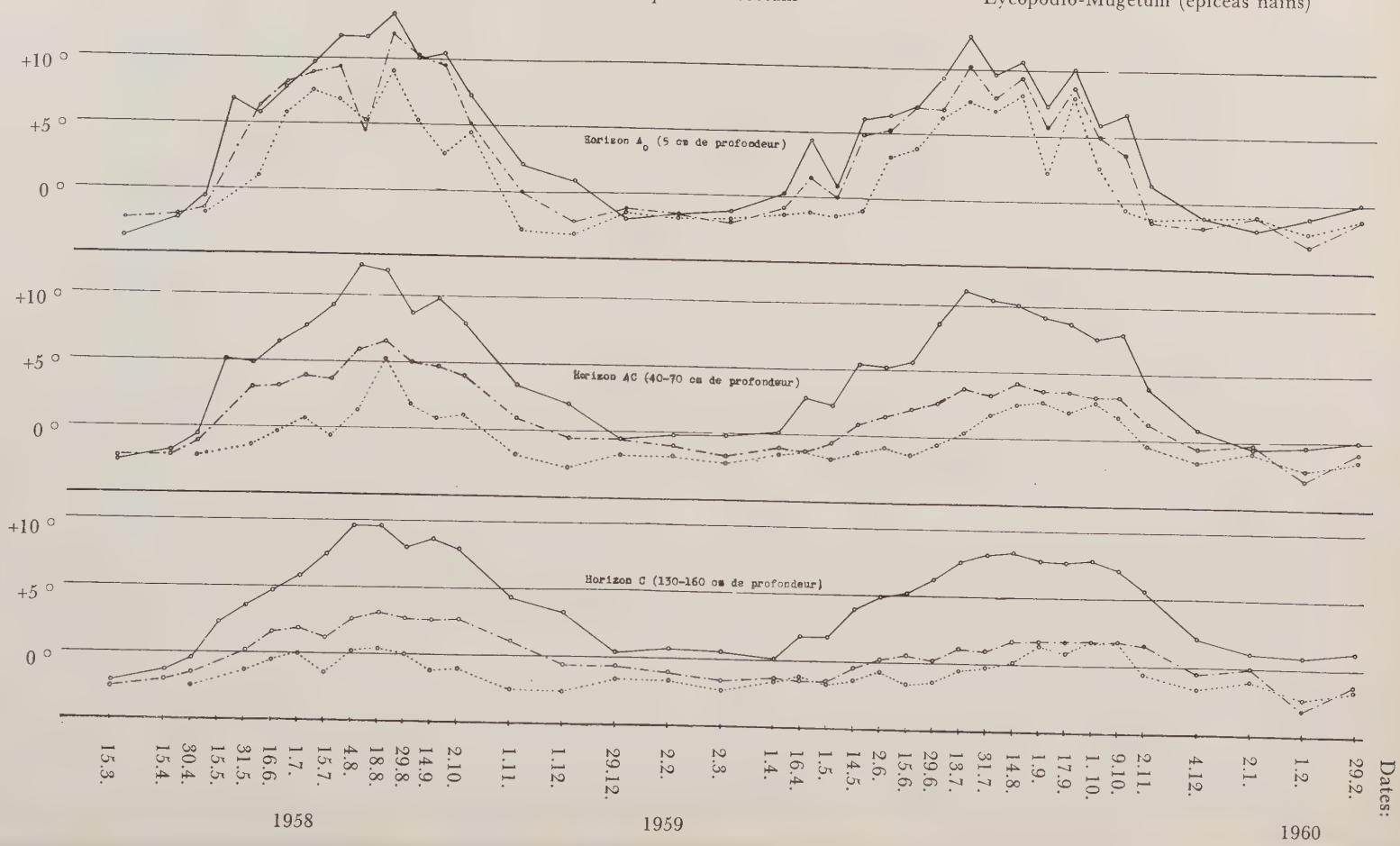
C'est dans les horizons C que les différences sont les plus frappantes (graphique inférieur): alors que le sous-sol de l'Abieti-Fagetum atteignit les températures maxima de 9,6° en août 1958 et de 8,4° le 14 août 1959, celui de l'Asplenio-Piceetum n'atteignit que 3,1° le 18 août 1958 et 1,9° seulement le 17 septembre 1958 et 1,9° le 1er octobre 1959. A cette profondeur, le sol de l'Abieti-Fagetum est pratiquement resté dégelé depuis le début de mai 1958; celui de l'Asplenio-Piceetum dégela pendant 6 mois en 1958 et 7 mois en 1959; celui du Lycopodio-Mugetum n'a pratiquement pas dégelé en 1958, tandis qu'il dégela pendant 2½ mois en 1959 (14. 8. - 2. 11).

Il ne faut pas prendre l'année 1959 comme exemple, car les conditions météorologiques y furent exceptionelles; à Neuchâtel, les températures moyennes furent 11 mois sur 12 supérieures à la moyenne séculaire et les précipitations 7 mois consécutifs inférieures à la moyenne. De même, les chutes de neige furent plus faibles pendant l'hiver 1958-59 que pendant l'hiver précédant. Le faible enneigement combiné aux températures moyennes exceptionnellement élevées ont fait fondre la glace du sol plus profondément en 1959 qu'en 1958.

Les températures moyennes [19] pendant la période de végétation nous semblent importantes à relever. On constate que la température moyenne

[19] Moyenne des relevés bi-mensuels à 10 heures du matin qui ne peut pas être comparée sans autre à une moyenne de relevés quotidiens ou à une moyenne basée sur une somme de températures comme l'ont fait Pallmann et Frey (1943).

Fig. 20. Températures du sol au Creux du Van



de l'air à 1 m au-dessus du sol augmente dans le sens: Abieti-Fagetum → Asplenio-Piceetum → Lycopodio-Mugetum, tandis que la température de tous les horizons du sol s'abaisse dans le même sens. Les différences entre la température de l'air à 1 m et celle du sol à 5 cm de profondeur sont les suivantes:

Abieti-Fagetum:	5,1 °
Asplenio-Piceetum:	7,5 °
Lycopodio-Mugetum:	11,5 °

ce qui relève un phénomène important pour l'écologie de nos trois groupements: plus on s'éloigne de l'association climacique, plus la différence de température entre l'air et le sol est élevée, plus les plantes doivent être résistantes aux écarts.

Températures moyennes [20] de l'air et du sol à 10 heures du matin au Creux du Van

Station	Abieti-Fagetum				Asplenio-Piceetum				Lycopodio-Mugetum			
Altitude m	1220				1190				1190			
Exposition	N				NE				NNW			
Pente %	30				50				70			
Horizons	air	A_1	AC	C	air	A_0	AC	C	air	A_0	AC	C
Hauteur/Profondeur cm	+100	−5	−40	−130	+100	−5	−60	−140	+100	−5	−70	−160
Période de végétation 1958												
15. 5. - 15. 10	14,8	9,7	8,7	7,2	15,7	8,2	4,4	2,1	16,8	5,3	0,9	−1,0
Hiver 1958-1959												
15. 10. 58 - 15. 5. 59 ...	2,7	1,1	1,6	1,9	2,3	−0,9	−0,6	−0,8	2,8	−1,8	−1,9	−1,9
Année:												
15. 5. 58 - 15. 5. 59 ...	7,8	4,7	4,5	4,1	7,9	2,9	1,5	0,4	6,8	1,2	−0,7	−1,5
Différence entre temp. air et temp. sol à —5 cm	5,1				7,5				11,5			

Si nous comparons ces chiffres avec ceux que Maurer (1916) a obtenu à 1,20 m de profondeur dans les Alpes, nous constatons 1° qu'au Creux du Van le sol est toujours plus froid que l'air (à 1 m au-dessus du sol), tandis que Maurer observe le contraire, 2° que, à altitude égale, nos valeurs sont sensiblement plus basses que celles de Maurer. Ceci s'ex-

[20] Relevés bi-mensuels pendant la période de végétation, mensuels pendant l'hiver

plique si l'on pense que nos stations sont toutes exposées au nord, sont toujours à l'ombre au moment des mesures (10 h. du matin) et comportent probablement davantage d'humus qui est un mauvais conducteur. Les graphiques Fig. 22 et 23 montrent que l'inversion se produit effectivement dès que le sol est ensoleillé. Il faut savoir en outre que la durée d'insolation est très courte au Creux du Van (6 heures au maximum les jours les plus longs) du fait de la situation au pied d'une paroi de rochers (voir Fig. 19).

Pallmann et Frei (1943) observent comme nous que dans toutes les stations de forêt exposées au nord, un sol avec humus brut est plus froid que l'air pendant la période de végétation. Les différences observées par ces auteurs entre la température de l'air à 1,50 et celle du sol à 10 cm de profondeur sont de l'ordre de 5 ° C, tandis que les nôtres varient entre 5,1 ° et 11,5 °.

Nous avons déjà relevé (p. 103) que toute comparaison était hasardeuse aussi longtemps que les méthodes et les instruments n'étaient pas identiques. Nous n'avons en effet pas d'autre prétention que de préciser ici les facteurs écologiques décisifs de deux groupements du Vaccinio-Piceion du Jura: Pessière à Asplénium et peuplements d'épicéas rabougris.

Pendant les deux hivers 1957/58 et 1958/59, nous avons mesuré la hauteur de la couche de neige dans les trois stations: non seulement la durée de l'enneigement, mais l'épaisseur de la neige traduisent le climat local de chaque station (voir aussi Fig. 21).

Fig. 21. Enneigement au Creux du Van

——————— Abieti-Fagetum
—·—·—·— Asplenio-Piceetum
····· Lycopodio-Mugetum (épicéas nains)

Station	Durée de l'enneigement		Epaisseur max. de la neige	
Année	1957/58	1958/59	1957/58	1958/59
Abieti-Fagetum	3½ mois	2½ mois	50 cm	30 cm
Asplenio-Piceetum	4½ mois	4 mois	80 cm	50 cm
Lycopodio-Mugetum .... (épicéas nains)	5 mois	6½ mois	150 cm	140 cm

La station des épicéas nains est donc également caractérisée par d'énormes accumulations de neige!

Le 15 juillet 1958, l'un des jours les plus chauds de l'année, nous avons voulu nous rendre compte de l'évolution des températures pendant 24 heures et nous avons fait des relevés à 0 h., 6 h., 9 h., 12 h., 15 h., 18 h. et 24 h. (voir Fig. 22 et 23).

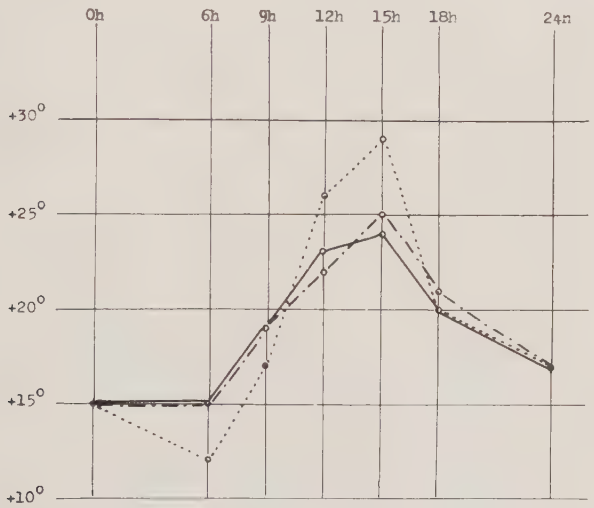


Fig. 22. Température de l'air à 1 m au-dessus du sol le 15 juillet 1958

——————— Abieti-Fagetum
—·—·—·— Asplenio-Piceetum
..... Lycopodio-Mugetum (épicéas nains)

La courbe des températures de l'air est à peu près la même dans l'Abieti-Fagetum et dans l'Asplenio-Piceetum, tandis qu'elle se singularise dans le Lycopodio-Mugetum (épicéas nains) où elle présente un minimum accusé à 6 heures et où le maximum de 15 heures dépasse de 5 et 4 ° les maxima des deux autres stations. Cette différence s'explique aisément par l'influence protectrice de la forêt qui manque dans la station des épicéas

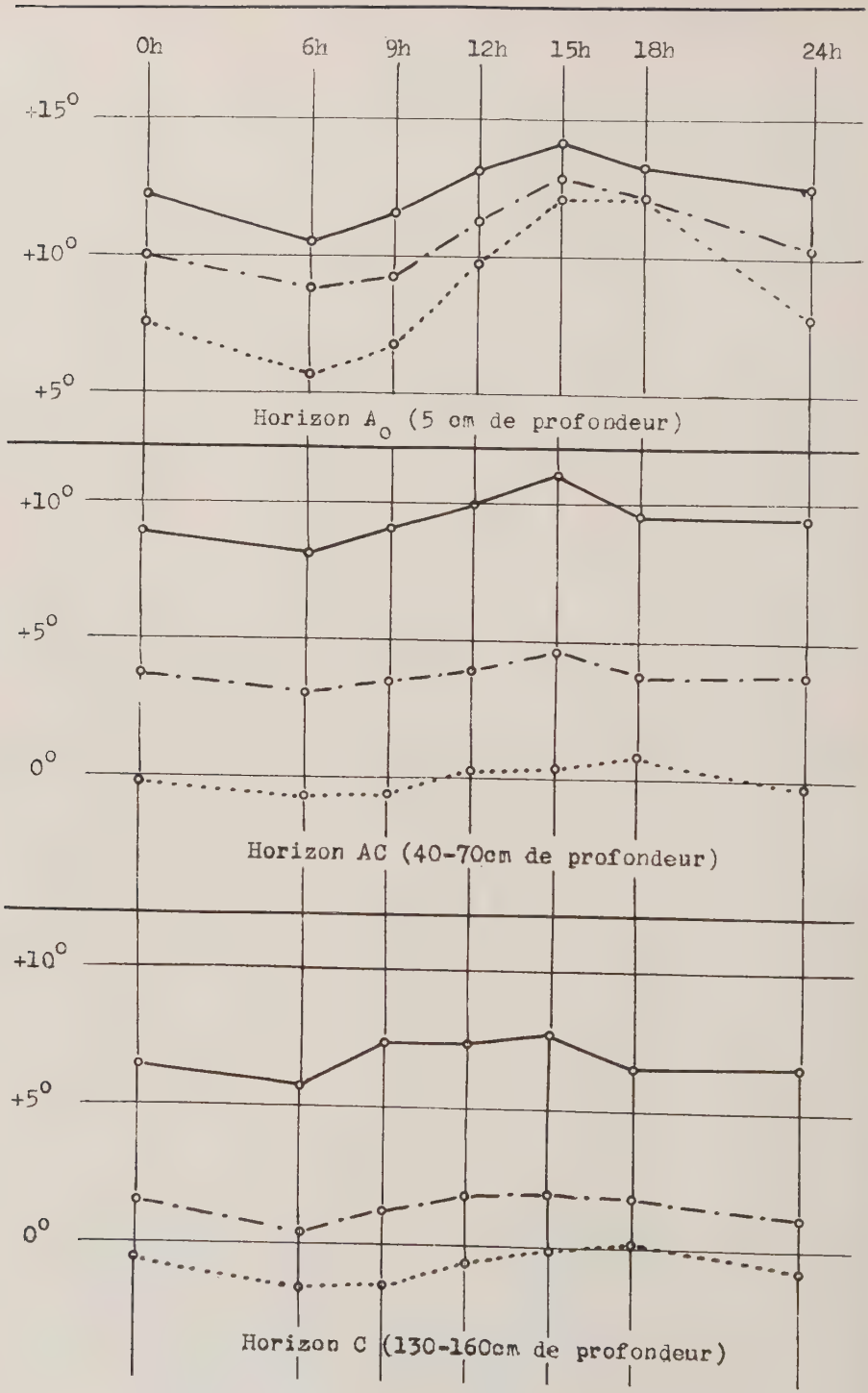


Fig. 32. Températures du sol au Creux du Van le 15 juillet 1958

——————— Abieti-Fagetum
—·—·—·— Asplenio-Piceetum
····· Lycopodio-Mugetum (épicéas nains)

nains. Pendant cette journée, le sous-sol du Lycopodio-Mugetum ne dégela pratiquement pas: il n'atteignit que +0,2 ° à 18 heures. Il est intéressant de constater que dans cette station les maxima sont régulièrement retardés par rapport aux deux autres stations; ce retard est sans doute dû à l'influence de la glace qui subsiste dans le sous-sol. Il eût été intéressant de voir si ce même phénomène se reproduisait en 1959, année excessivement chaude où il est possible que la glace ait entièrement fondu, même en profondeur. Malheureusement, nous n'avons pas pu répéter l'expérience.

Pour souligner l'influence isolante de l'humus brut sur la température du sol, notons que le 15 juillet 1958 à 15 heures, par une température de 29 ° à l'ombre, nous avons mesuré 44 ° dans l'humus noir, à 1 cm de profondeur, 36 ° à la même profondeur, mais sous les sphaignes, 12,1 ° à 5 cm de profondeur, 0,5 ° à 70 cm et —0,1 ° à 160 cm, soit un écart de 32 ° sur une profondeur de 5-10 cm [21] seulement (!) et de 44 ° entre la surface et 1,60 m de profondeur (voir fig. 24).

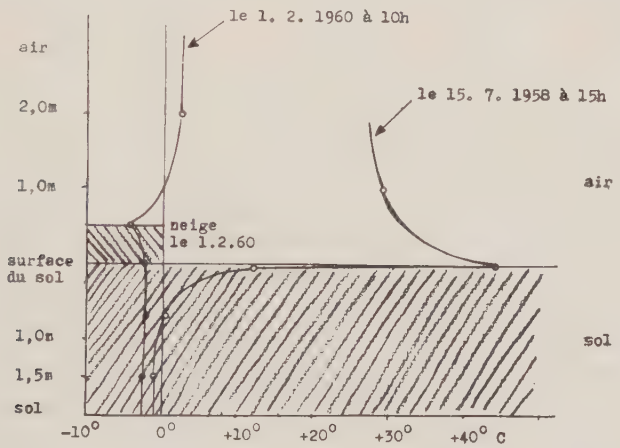


Fig. 24. Températures du sol et de l'air dans le Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae au Creux du Van

Au même endroit, mais pendant l'hiver (1er février 1960), la courbe des températures a une allure toute différente: la température de l'air atteint un minimum à la surface de la neige, tandis que dans le sol, celle-ci ne varie plus avec la profondeur: à 1,60 m il n'y a quasi plus de différence entre l'été et l'hiver!

[21] Les électrodes sont placées entre 5 et 10 cm de profondeur dans cette station.

En résumé, nous caractériserons ainsi l'écologie des stations jurassiennes d'épicéas (ou pins de montagne) nains:

1. Climat local très froid.
2. Période de végétation très courte. Stations où la neige s'accumule et persiste tard au printemps.
3. Eboulis stabilisés recouverts d'humus brut. Sous-sol froid et humide restant gelé toute l'année en profondeur [22].

Nous estimons donc qu'il s'agit bien de deux milieux différents et nous ne pensons pas que le Lycopodio-Mugetum (épicéas nains) puisse évoluer vers l'Asplenio-Piceetum sans un réchauffement général du climat qui supprimerait la «réserve de froid» du sous-sol. Nous reconnaissons toutefois qu'une tendance évolutive dans le sens indiqué par Schwarz est indéniable, en particulier dans les stations situées en marge de l'optimum de l'association (Mont d'Or, certaines stations du Creux du Van). Mais ce n'est pas l'épaisseur de l'humus brut [23] qui est en cause, pas plus que la stabilisation de l'éboulis, mais bien plutôt le climat du sol qui devient moins froid au fur et à mesure que l'épaisseur de l'éboulis augmente.

IV. SPHAGNO-PICEETUM

Pessière à Sphaignes. Torfmoos-Fichtenwald

La Pessière à Sphaignes fait partie du groupe d'associations connu en Allemagne méridionale sous le nom de Bazzanio-Piceetum Br.-Bl. et Siss. 1939 ou de Mastigobryo-Piceetum Schmid et Gaisberg 1936, auquel appartient également le Piceetum-hercynicum Tüxen 1939. En Suisse, l'association a été décrite, *pro parte*, dans le Jura par Moor (1942) sous le nom provisoire d'association à *Picea excelsa* et *Equisetum silvaticum*, puis par Kuoch (1954), *pro parte*, dans les Préalpes. Dans le Jura français, Guinochet (1955) nomme Mastigobryo-Piceetum ce que nous avons décidé de nommer Sphagno-Piceetum, d'entente avec Moor et Kuoch. Schwarz (1955) étudie l'association dans le Jura bernois (Fichtenwälder auf Torf).

1. *Physionomie.* — Ce sont des forêts peu productives d'épicéas dans lesquelles le sapin est très subordonné. Elles croissent sur sols tourbeux ou marneux-tourbescents, plus ou moins gorgés d'eau, plats ou en faible pente. Le sous-bois est caractérisé par une couverture presque complète

[22] Du moins par une année «normale» comme 1958. L'année 1959, exceptionnellement chaude et sèche, ne doit pas être prise comme exemple!

[23] Voir nos profils de sols de l'Asplenio-Piceetum et du Lycopodio-Mugetum, p. 84 et 95 où l'humus brut est plutôt plus épais dans le Lycopodio-Mugetum, même au Creux du Van sous les épicéas rabougris!

de myrtillers et de mousses et par quelques grandes fougères. Dans les forêts bordant les marais bombés, les fûts sont fréquemment obliques, à base incurvée, témoignant de l'affaissement du sol sous le poids de l'arbre.

2. *Composition floristique* (voir tableau N° 8). — Dans le Jura, comme dans les Préalpes suisses, *Sphagnum Girgensohnii* peut être considéré comme espèce caractéristique d'association. L'écologie de cette sphaigne, qui semble avoir son optimum dans les Pessières humides bordant les marais bombés, traduit bien le milieu tourbeux ou «tourbescent».

Nous n'avons pu choisir que deux espèces différentielles d'association: *Equisetum silvaticum* et *Polytrichum commune* qui ne figurent pratiquement dans aucun autre groupement du Vaccinio-Piceion. Ces deux espèces des sols gorgés d'eau n'ont pas exactement la même écologie: *Polytrichum commune* préfère les sols tourbeux, tandis qu'*Equisetum silvaticum* préfère l'argile. Leur constance respective dans chacune des deux sous-associations en témoigne.

L'amplitude écologique de notre association jurassienne étant plus étendue que celle des Préalpes, nous n'avons pas pu reprendre toutes les espèces différentielles que Kuoch choisit pour la région des Préalpes: *Molinia coerulea, Carex echinata* et *Bazzania trilobata* sont liés, dans le Jura, à la sous-association betuletosum, tandis que *Carex canescens* est trop rare dans l'association. L'association est dotée de nombreuses espèces d'alliance, d'ordre et de classe (Vaccinio-Piceion, -Piceetalia et -Piceetea).

Le genre *Sphagnum* ne manque à aucun relevé et aux 7 espèces notées, un spécialiste en ajouterait sans doute encore bien d'autres. Comme nous ne connaissons pas suffisamment les sphaignes pour les déterminer sur le terrain, nous n'en avons indiqué l'abondance-dominance et la sociabilité que globalement, pour le genre.

L'association de lisière du Sphagno-Piceetum comprend avant tout *Salix aurita,* puis *Sorbus aucuparia, Rosa pendulina* et *Lonicera nigra.*

Sous-associations

a) le Sphagno-Piceetum betuletosum pubescentis (Moorrand-Fichtenwald) végète sur les sols tourbeux bordant les marais bombés. Les espèces différentielles: *Pinus Mugo, Betula pubescens, Carex fusca, Carex echinata, Bazzania trilobata, Sphagnum cymbifolium, Sphagnum magellanicum* et *Sphagnum parvifolium* traduisent le complexe de station: marais bombé — marais de transition — bas-marais.

C'est toujours l'épicéa qui domine, tandis que le sapin est rare et chétif. Le hêtre est encore plus rare et reste toujours rabougri. Les arbustes sont rares, comme dans le Sphagno-Mugetum. L'aspect de la strate herbacée est dominé par *Vaccinium Myrtillus* dont la vitalité est parfois telle que

seuls *Vaccinium Vitis idaea, Listera cordata* et *Dryopteris austriaca ssp. dilatata* peuvent subsister. Parmi les mousses qui sont très nombreuses, ce sont surtout les sphaignes qui sont importantes.

b) le Sphagno-Piceetum blechnetosum des sols marneux tourbescents est différencié, dans le Jura, par des espèces qui aiment l'argile tout en tolérant l'acidité: *Prenanthes purpurea, Blechnum Spicant, Athyrium Filix-femina.* Ici le sol, moins pauvre en sels minéraux, permet au sapin d'accompagner l'épicéa. Le hêtre est rare, il reste chétif et en sous-étage. Les arbustes sont peu développés. Dans la strate herbacée, *Equisetum silvaticum, Dryopteris austriaca ssp. dilatata, Maianthemum bifolium* et *Oxalis* sont plus fréquents que dans la sous-association betuletosum. Ce groupement présente beaucoup d'analogie avec la sous-association thuidietosum Kuoch 1954. Il en diffère toutefois suffisamment pour ne pas être confondu avec elle et c'est d'entente avec Kuoch que nous avons choisi *Blechnum Spicant* pour différencier notre groupement jurassien.

3. *Evolution de la végétation.* — Roussel (1953) démontre, en se basant sur les descriptions des plans d'aménagement successifs de la forêt communale de Frasne, que, sous l'action du drainage, en moins de 100 ans une parcelle peuplée de pins de montagne chétifs a évolué vers une Pessière dont certaines parties atteignent 300 m³ à l'hectare. Les premiers drainages dateraient de 1865. Nous ne pouvons pas croire que l'évolution ait été si rapide dans une station à accroissement si faible; d'autant moins que nous avons observé dans la dite parcelle un fort vieux peuplement d'épicéas sur tourbe dont les arbres atteignent 70 cm de diamètre et 40 m de hauteur et sont âgés pour le moins de 200 ans (relevé N° 7 du tableau N° 8, profil de sol décrit en page 115); l'origine de ces arbres est donc antérieure aux premiers drainages.

Guinochet affirme également (1955) que ces forêts représentent, dans la série évolutive naturelle, le stade ultime succédant au Sphagno-Mugetum.

Nous avons nous-même observé que le plan d'eau était moins élevé dans la Pessière à Sphaignes que dans la Pineraie. Dans un cas où l'influence humaine est attestée par des traces d'anciens fossés de drainage (Blancheroche-Fournet, Département du Doubs, France), nous avons même constaté que le pin de montagne pouvait être surcimé par l'épicéa jusqu'à dépérir. Une telle succession existe, mais nous ne pensons pas qu'elle soit absolument naturelle. Elle est probablement accélérée par l'influence humaine.

Schwarz (1955) pense que les Pessières sur tourbe sont peut-être liées à l'influence humaine. Dans certains cas nous avons pu confirmer cette idée, mais il nous semble qu'il existe tout de même des peuplements d'ori-

Tableau 8. Sphagno-Piceetum

No. du relevé		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	Constance %		
Altitude m		880	1205	830	1050	1005	1155	1005	880	1205	830	1050	830	1005	1240	1190	1250	1190	1245	1190	885	885			
Exposition		-	-	-	-	-	-	W	-	N	N	-	-	-	N	NNW	-	NW	NW	SE	-	-			
Pente %		0	0	0	0	0	0	5	0	5	10	0	0	0	10	10	0	20	10	10	0	0			
Recouvrement	Y	70	70	80	40	90	90	70	80	50	60	70	90	80	60	80	70	90	50	80	40	70			
	x	10	20	10	10	10	20	10	5	30	20	10	5	10	1	20	10	5	20	15	10	20			
	4	60	90	80	90	30	80	90	80	80	75	90	90	40	95	90	90	80	90	90	50	80			
	Y	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	80	100	100	100	100	100	70	100	100			
Surface du releve m2		200	150	200	200	100	100	200	200	100	200	100	200	200	200	100	50	200	50	200	150	300			
Sous-association		a. b e t u l e t o s u m														b. b l e c h n e t o s u m							a.	b.	ass.
A r b r e s																									
Picea Abies	Y	4.3	4.3	5.5	3.2	5.5	5.4	4.4	5.5	3.2	4.3	4.4	5.5	4.4	4.4	4.3	4.4	4.4	3.2	3.3	3.2	4.4			
	x	1.1	2.2	1.1	+.1	1.1	2.2	1.1	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.2	1.2	100	100	100
	4	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	-	+.1			
Abies alba	Y	-	1.1	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	(+)	3.2	(+)	1.1	+.1	3.3	-	-			
	x	+.1	+.1	+.1	-	+.1	r°	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	r°	1.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	86	100	90
	4	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	1.1	-	+.1	-	-			
Sorbus aucuparia	Y	-	(+)	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	(+)	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-			
	x	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	+.1	1.1	1.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	1.1	1.2	+.1	1.2	79	100	86
	4	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	-			
Fagus silvatica	Y	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-			
	x	-	r°	-	-	-	-	-	-	r°	-	-	-	-	r°	+.1	+.1°	r°	-	+.1	+.1°	r			
	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	86	48
Pinus Mugo	Y	(+)	-	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
	x	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	-	19
A r b u s t e s :																									
Lonicera nigra		-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	+.1	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	29	100	52
Betula pubescens		+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	64	-	43
Acer Pseudoplatanus		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1°	-	r	+.1	-	-	-	43	14
Sorbus Aria		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	29	10
Rosa pendulina		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.2	-	-	+.1	-	-	-	-	29	10
Salix aurita		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	7	14	10
Sorbus Mougeotii		-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	7	14	10
Rubus idaeus		-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	7	14	10
Espèce caractéristique d'association																									
Sphagnum Girgensohnii*		-	x	x	-	-	x	x	-	x	-	-	x	-	x	x	x	-	x	-	-	-	50	43	48
Espèces différentielles d'association																									
Polytrichum commune		2.3	1.2	-	1.2	2.3	2.2	+.2	-	2.3	1.3	-	-	3.3	-	-	1.2	-	-	-	3.4	2.3	64	43	57
Equisetum silvaticum		(+)	1.2	-	-	-	-	-	-	1.1	-	(+)	-	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	1.2	(+)	-	-	43	71	52
Espèces différentielles des sous-associations																									
Betula pubescens		+.1	-	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	64	--	43
Carex fusca		+.1°	(+)	-	r	+.1°	+.1	-	-	+.1	+.1	-	-	-	+.2°	-	-	-	-	-	-	-	57	--	38
Bazzania trilobata		2.3	2.3	1.3	-	4.4	-	+.2	-	-	-	-	-	2.2	-	-	-	-	-	-	-	-	43	--	28
Sphagnum cymbifolium*		x	-	-	-	x	-	x	x	-	x	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	36	--	28
" magellanicum*		-	x	x	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	--	24
" parvifolium		x	x	x	-	-	-	-	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	--	19
Pinus Mugo		(+)	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	--	19
Carex echinata		r	+.1	-	-	r°	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	--	19
Prenanthes purpurea		-	r°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	7	100	38
Blechnum Spicant		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	1.2	+.1	-	2.2	+.1	1.2	7	86	33
Athyrium Filix-femina		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.2	+.1	1.1	-	71	24
Espèces caractéristiques d'alliance, d'ordre et de classe		(Vaccinio-Piceion, - Piceetalia, - Piceetea)																							
		4.3	4.3	5.5	3.2	5.5	5.4	4.4	5.5	3.2	4.3	4.4	5.5	4.4	4.4	4.3	4.4	4.4	3.2	3.3	3.2	4.4	100	100	100

Picea Abies	4.4	4.4	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	100	100	100
Rhytidiadelphus loreus	1.2	3.2	2.2	1.2	1.2	4.4	1.2	2.3	3.3	+.2	+.2	1.2	2.3	4.5	4.4	4.4	4.4	4.5	4.4	2.3	3.4	100	100	100
Pleurozium Schreberi	2.2	+.2	3.3	3.4	1.2	1.2	2.3	3.3	1.2	1.2	2.3	2.2	1.2	1.2	+.2	3.3	r	+.2	-	2.2	2.2	100	71	90
Vaccinium Vitis-idaea	2.2	+.1	+.2	1.2	+.1	1.2	1.2	2.2	+.1	-	+.1	1.2	+.2	+.1	+.1	(+)	(+)	+.2	-	-	+.1	93	71	86
Ptilium crista-castrensis	+.2	+.1	2.3	3.3	-	+.1	-	1.2	3.3	4.4	3.3	3.3	-	+.1	2.2	2.2	+.2	+.1	(+)	3.3	1.2	79	100	86
Listera cordata	-	1.2	+.1	+.1	+.1	1.2	1.2	-	(+)	-	+.1	+.1	+.1	+.2	(+)	+.1	-	+.2	+.2	-	-	79	57	71
Melampyrum silvaticum	+.1	-	-	+.2	-	-	-	+.1	-	-	+.2	-	r	+.1	-	-	+.1	-	+.1	-	-	43	29	38
Lycopodium annotinum	-	-	-	-	-	-	-	-	1.3	1.2	-	-	2.3	-	2.3	-	(+)	-	-	(+)	2.4	21	57	33
Luzula luzulina	-	r	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	r	-	-	-	+.1	-	+.1	-	-	21	29	24
Hylocomium umbratum	-	-	-	1.2	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	+.2	2.2	-	-	-	-	-	14	29	19
Pinus Mugo	(+)	-	-	+.1	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	29	-	19
Dicranum majus	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.2	-	1.2	-	-	+.2	-	-	43	14
Plagiothecium undulatum	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	10
Vaccinium uliginosum	-	-	-	+.1	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	10
Lophozia lycopodioides	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	10
Dryopteris disjuncta	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	(+)	-	29	10
Lycopodium Selago	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	14	5
Compagnes.																								
a. herbacées.																								
Vaccinium Myrtillus	3.3	5.5	5.5	5.5	3.2	4.4	5.5	4.4	4.4	4.4	5.5	5.5	2.2	5.5	5.5	5.5	4.5	5.5	4.5	3.3	4.4	100	100	100
Dryopteris austriaca ssp.dilatata	1.2	+.1	-	+.1	-	-	-	+.1	2.2	2.2	r	-	+.1	+.1	+.1	1.2	+.1	+.1	1.2	+.2	2.2	64	100	76
Maianthemum bifolium	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	1.2	1.1	+.2	--	+.1	-	1.1	+.1	+.1	1.1	1.2	-	(+)	43	86	57
Oxalis acetosella	-	+.2	-	-	-	-	-	-	+.1	1.2	+.1	-	+.1	+.2	1.2	1.1	1.2	-	1.2	+.2	+.2	43	86	57
Luzula pilosa	1.1	-	-	-	r	-	-	+.1	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	29	29	28
Rubus fruticosus	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	1.2	7	43	19
Luzula silvatica	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	14	14	14
Molinia coerulea	-	+.1°	-	-	-	-	-	-	(+)	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	-	14
Solidago Virga-aurea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	-	-	-	-	43	14
Hieracium murorum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	-	+.1	-	43	14
Orchis maculata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	r	-	-	-	29	10
Carex pallescens	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	+.1	-	-	-	-	-	29	10
Veronica officinalis	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r	-	-	-	-	-	r°	-	-	7	14	10
Polygonatum verticillatum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r°	-	-	r	-	29	10
b. Mousses.																								
Sphagnum *	4.4	3.3	3,3	3.3	2.3	3.3	3.4.3	3.3	3.3	2.3	1.2	1.2	1.2	2.3	2.3	(+)	1.2	1.3	(+)	1.3	+.2	100	100	100
acutifolium *	x	x	x	x	x	x	x	x	x	-	x	-	-	-	-	-	-	x	-	x	x	71	43	62
quinquefarium *	-	x	-	-	x	x	x	-	-	-	-	-	x	-	x	-	x	-	x	-	-	36	43	38
Russowii *	-	x	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	x	-	x	-	-	-	-	7	29	14
Hylocomium splendeus	1.2	2.2	3.3	2.2	+.2	1.2	2.3	2.3	1.2	3.2	2.2	4.4	1.2	1.2	2.2	2.2	2.2	1.2	1.2	2.2	1.2	100	100	100
Rhytidiadelphus triquetrus	+.1	1.2	2.2	2.2	+.1	1.2	+.2	+.2	1.2	2.2	4.3	2.2	+.2	1.1	-	1.2	+.2	2.2	+.2	-	1.2	100	71	90
Dicranum scoparium	1.2	1.2	+.2	1.2	1.2	1.2	2.2	2.2	1.2	+.2	+.2	+.2	1.2	-	1.2	1.2	1.2	+.2	+.2	-	+.2	93	86	90
Plagiochila asplenioides	2.2	1.2	-	+.2	-	+.1	1.2	-	2.2	2.3	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	2.2	1.2	+.2	2.3	1.2	79	100	86
Polytrichum attenuatum	2.2	1.2	-	1.2	-	-	-	1.2	2.2	1.2	-	+.2	-	2.3	1.2	2.3	2.3	+.2	1.2	-	2.3	57	86	67
Calypogeia sp.(trichomanis)	+.2	+.2	-	-	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	-	36	14	28
Lophocolea bidentata	-	+.2	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	+.2	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	+.2	21	43	28
Dicranodontium denudatum	+.2	-	-	+.1	-	-	1.2	+.2	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	36	-	24
Mnium punctatum	-	+.1	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	14	14	14
Lepidozia reptans	+.1	-	-	-	+.2	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	21	-	14
Leucobryum glaucum	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	(+)	-	-	-	-	-	7	29	14
Rhytidiadelphus squarrosus	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	7	14	10
Thuidium tamariscifolium	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	7	14	10
Polytrichum juniperinum	+.1	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	--	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	10
Drepanocladus uncinatus	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	10
Aulacomnium palustre	-	+.1	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	10
c. lichens																								
Cladonia furcata	+.1	-	-	+.2	-	+.2	+.2	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	43	-	28
Cladonia pyxidate	-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	-	14	14	14
Cladonia squamosa	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	-	-	14	-	10

* Les espèces du genre Sphagnum ne purent pas être toutes determinées sur le terrain. l'abondance-dominance et la socialibite sont donc indiquees globalement pour le genre.

Espèces ne figurant pas au tableau Accidentelles.

No 1: Calluna vulgaris, Eriophorum vaginatum. No 2: Carex canescens. No 4: Rhodobryum roseum. No 5: Georgia pellucida, Lophozia incisa, Cephalozia connivens, Cirriphyllum piliferum. No 7: Ptilidium ciliare, Peltigera polydactyla. No 9: Galium rotundifolium. No 10: Prunus Padus, Sphagnum recurvum. No 14: Sphagnum squarrosum, Luzula multiflora. No 15: Agrostis tenuis, Knautia silvatica, Equisetum arvense. No 17: Polygonum Bistorta. No 18: Crepis paludosa, Adenostyles Alliariae. No 19: Salix grandifolia, Ajuga reptans, Anemone nemorosa, Fragaria vesca, Corallorhiza trifida, Pellia epiphylla, Catharinea undulata. No 21: Sorbus Aria, Epilobium angustifolium, Carex pilulifera.

gine naturelle. Puisque de tels peuplements naturels existent sur marnes décalcifiées (sous-association à *Blechnum*), il n'est pas exclu qu'ils existent aussi en bordure des marais bombés.

Dans la région de la Cornée sur La Brévine (Neuchâtel), vers 1200 m d'altitude, dans un marais où le plan d'eau est très élevé, nous avons observé un cas de nanisme de l'épicéa comparable à celui du Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae; il s'agit d'un marais bombé avec boisement clairiéré d'épicéas chlorotiques de 2 à 3 m de haut; nous y avons relevé *Salix aurita, Vaccinium uliginosum, Vaccinium Myrtillus, Andromeda polifolia, Carex pauciflora, Carex fusca, Carex echinata, Carex canescens, Carex inflata, Sphagnum magellanicum* et d'autres espèces de sphaignes. C'est la hauteur du plan d'eau qui est ici le facteur limitant, tandis que dans le Lycopodio-Mugetum c'est le froid du sol. Faute de semenciers de pin de montagne, c'est l'épicéa qui a colonisé cette station qui serait plutôt celle du Sphagno-Mugetum comme le suggère le cortège floristique.

Il nous a semblé intéressant de relever cette vicariance écologique entre l'épicéa et le pin de montagne.

On peut en conclure que le pin de montagne s'accommode de conditions plus extrêmes que l'épicéa.

Dans la région située entre la vallée de La Brévine et le vallon des Rondes, nous avons remarqué que, sur les sols non détrempés, l'association de substitution du Sphagno-Piceetum blechnetosum était un Nardetum. Dans ce cas, la Nardaie correspond à un sol argileux sans squelette et préalablement décarbonaté; ce n'est pas un stade de dégradation d'une pelouse neutrophile sur sol carbonaté humique qui serait causé par le parcours abusif du bétail. Comme Moor (1957) le remarque pour la région du Creux du Van, *Nardus* est fréquent dans de nombreux prés ou pâturages montagnards (Festuco-Cynosuretum), mais il ne forme de véritables peuplements qu'aux abords des emposieux, dans des cuvettes dont la terre est très fine, privée de squelette, profondément décarbonatée et contient encore des traces d'anciennes racines d'arbres. Dans les deux cas le Nardetum est une association de substitution d'une forêt sur sol décalcifié et sans squelette.

4. *Systématique.* — Plusieurs groupements apparentés ont déjà été décrits en divers régions:

Le Piceetum montanum Braun-Blanquet 1939 ne possède aucune des trois espèces importantes de notre association. Il ne végète ni sur des tourbières, ni sur des sols à Pseudogley.

Le Bazzanio-Piceetum Braun-Blanquet et Sissingh 1939 (dans Oberdorfer, 1957) de la Forêt-Noire, qui végète sur roche mère granitique et

gréseuse, doit être considéré comme un groupe d'association [24], puisqu'il comprend aussi bien les Pessières bordant les marais bombés que celles des éboulis à gros blocs ou celles des trous à gel. C'est à ce groupe d'associations qu'appartient notre Sphagno-Piceetum qui correspond à la variante à *Equisetum silvaticum* du Bazzanio-Piceetum typicum de Oberdorfer (1957).

Le Mastigobryeto-Piceetum P. Meyer 1949 de la région de Langenthal est plutôt une s a p i n i è r e et, malgré certains points communs avec notre association jurassienne, ne fait probablement pas partie du Vaccinio-Piceion dont il ne possède aucune bonne espèce caractéristique [25]. C'est plutôt avec le Myrtillo-Abietetum Kuoch 1954 ou le Querco-Abietetum Frehner n. p. que ce groupement a des affinités. Seule une étude complète de la région située au SE de l'Aar, entre Langenthal, Aarbourg et Zofingue permettra d'éclaircir la systématique de ces forêts résineuses situées sur les dépôts morainiques du Riss et sur la molasse tertiaire [26].

Le Sphagno-Piceetum betuletosum bordant les marais bombés est en contact avec le Sphagno-Mugetum, tandis que la sous-association à *Blechnum* a des affinités avec l'Equiseto-Abietetum et l'Abieti-Fagetum petasitetosum (voir p. 123).

Les peuplements les plus pauvres du Sphagno-Piceetum betuletosum des marais bombés pourraient presque se confondre avec ceux de l'Asplenio-Piceetum typicum des stations les plus froides, tant la couverture d'humus brut tourbeux isole la végétation du sous-sol dans les deux cas. Il y a convergence à une ou deux espèces près et l'on serait tenté de parler de sols analogues (Pallmann). C'est peut-être pour cette raison qu'Oberdorfer (1957) a groupé dans la même association les Pessières bordant les marais bombés et celles des éboulis à gros blocs. Pour le Jura, nous ne pourrions pas adopter ce point de vue.

5. *Sol.* — Comme le suggèrent les espèces caractéristiques et différentielles d'association: *Sphagnum Girgensohnii, Equisetum silvaticum* et *Polytricum commune,* c'est un sol gorgé d'eau et plus ou moins tourbescent.

Voici la description de deux profils:

---

[24] Il est compréhensible que dans la Forêt-Noire à roche mère siliceuse, les stations soient plus difficiles à différencier que dans le Jura calcaire avec des espèces des Asplenietea rupestris.

[25] Un seul relevé du tableau de P. Meyer (N° 17) mentionne *Lycopodium annotinum* et *Plagiothecium undulatum,* en commun avec beaucoup de *Rhytidiadelphus loreus* et de *Ptilium crista-castrensis.* Mais ce relevé doit être écarté du tableau, car il fait partie d'une autre association.

[26] Cette étude est en cours. Elle a été entreprise par K. Frehner, ing. forestier, Küngoldingen.

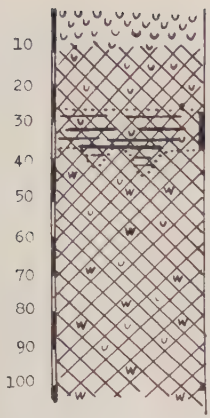


Fig. 25. Profil du *Sphagno-Piceetum*

a) Sous-association à *Betula pubescens*

Forêt de Frasne. Département du Jura, France. Altitude 830 m. Relevé N° 12 du tableau N° 8

0-10 cm: Sphaignes et mousses non décomposées. pH à 10 cm: 3,8.

10-14 cm: Hydromor, brun-noir, devenant de plus en plus compact et marneux vers le bas. pH à 30 cm: 3,3. Cet horizon constitue la zone principale d'enracinement.

Entre 30 et 35 cm: couche compacte, un peu argileuse et grasse du type Anmoor.

A partir de 40 cm: Tourbe oligotrophe gorgée d'eau. pH à 50 cm: 3,5.

Ni squelette, ni terre minérale dans tout le profil.

C'est un marais bombé à épaisse couche de tourbe oligotrophe, très acide et gorgée d'eau. Même sur une tourbe profonde de plusieurs mètres, la profondeur d'enracinement ne dépasse pas 30 cm et les racines n'ont aucun contact avec le sous-sol marneux sous-jacent qui est du type Stagnogley. Le plan d'eau est moins élevé que dans le Sphagno-Mugetum, mais plus élevé que dans le Sphagno-Piceetum blechnetosum.

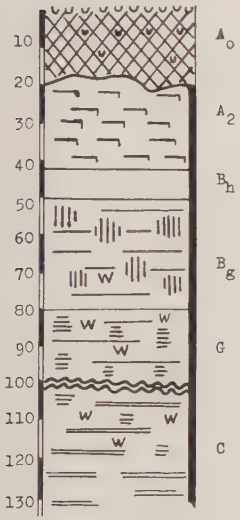


Fig. 26. Profil du *Sphagno-Piceetum*

b) Sous-association à *Blechnum Spicant*

Forêt des Ecorces. Département du Doubs, France. Altitude 885 m. Relevé N° 20 du tableau N° 8

A_0, 0-5 cm: Mousses et sphaignes.

A, 5-20 cm: Mor hydromorphe brun-noir formant la zone principale d'enracinement. Racines très nombreuses. pH: 3,9. Limite très nette avec A_2.

A_2, 20-40 cm: Limon décoloré, cendreux-clair, de structure particulaire et composé de grains de quartz d'origine détritique. Horizon durci et fortement lessivé. pH à 30 cm: 4,0. Pas de racines.

B_h, 40-50 cm: Limon décoloré un peu plus foncé avec précipitations d'humus dans les fentes. Transition diffuse avec B_g.

B_g, 50-80 cm: Limon argileux plastique et compact, gris avec taches ocre-rouille de fer ferrique. pH à 60 cm: 4,7. Transition diffuse avec G.

G, 80-110 cm: Gley gris-verdâtre, attestant la présence de fer ferreux: très argileux, plastique et saturé d'eau. pH à 100 cm: 7,5.

Limite supérieure des carbonates: 100 cm.

C, Dès 110 cm: Roche mère plus ou moins gleyifiée: marne séquanienne riche en éléments silicatés. pH à 120 cm: 7,7.

C'est un Podzol (humique) sur Pseudogley ou Stagnogley (DUCHAUFOUR, 1960). La «nappe perchée», dont le niveau varie selon les saisons, peut subsister toute l'année et donner naissance, en terrain plat et mal drainé, à un véritable Stagnogley.

Ces sols très acides sont caractérisés par une migration intense des minéraux, des oxydes de fer et de l'argile (parfois même de l'humus) qui s'accumulent dans l'horizon B_g. Ils sont profondément décarbonatés (généralement jusqu'à la roche mère non altérée) et défavorables à la végétation. La pauvreté en minéraux de l'horizon A_2 et la compacité de l'horizon B_g s'opposent au développement des racines d'épicéa qui restent concentrées en A_0. Nous avons trouvé dans un sondage une vieille racine de sapin blanc à 80 cm de profondeur, dans l'horizon G.

Nous devons à l'amabilité du Professeur DUCHAUFOUR de pouvoir publier le compte rendu d'analyse suivant exécuté au laboratoire de Pédologie de la Station de recherches et expériences forestières de Nancy sur des échantillons provenant du profil ci-dessus.

Granulométrie et Azote (% de terre sèche à l'air)

Horizons	pH	Argile <2 μ	Limon fin 2-20 μ	Limon gros. 20-50 μ	Sable fin 50-200 μ	Sable gros. 200 μ - 2 mm	Mat. org.	C	N	C/N
A_0	3,9						77,5	38,74	1,34	28,9
A_2	4,0	2,5	15,4	61,0	13,4	4,1	0,40	0,23		
B_h	4,1	7,9	23,3	59,6	7,3	0,3	0,79	0,46		
B_g	4,7	35,8	21,7	33,3	0,9	0,7	traces	traces		
G	7,5	57,6	19,3	13,3	0,6	0,7	traces	traces		
C	7,7	30,6	42,3	15,5	2,5	3,7	0	0		

Matière organique: obtenue pour les horizons minéraux en multipliant le chiffre du carbone par 1,72; pour les horizons organiques en multipliant le chiffre du carbone par 2. Le chiffre indiqué est par conséquent approximatif.

C Carbone.
N Azote total.

Analyse chimique

Horizons	Ca	K	Mg	S	T	S/T	P_2O_5	Fe	CO_3Ca total	CO_3Ca actif
A_0	9,06	1,71	1,54	12,31			0,11			
A_2	0,36	0,04	0,02	0,42	1,75	24,0	traces	0,03		
B_h	0,55	0,08	0,02	0,65	5,4	12,0	0,15	0,16		
B_g	4,95	0,42	0,13	5,50	12,7	43,3	0,11	1,02		
G		0,67	0,75		16,7	saturé	0,08	1,07	3,0	1,87
C		0,27	0,54		7,7	saturé	0,30	0,33	62,6	15,0

K, Ca, Mg échangeables, exprimés en milliéquivalents pour 100 gr de sol
S Somme du Ca + K + Mg, exprimé en milliéquivalents pour 100 gr de sol
T Capacité totale d'échange, exprimé en milliéquivalents pour 100 gr de sol
S/T Taux de saturation en bases.

Le premier tableau fait ressortir trois phénomènes caractéristiques des Podzols:

1. un lessivage intense de l'argile dans les horizons supérieurs avec enrichissement en B_g et G;
2. l'entrainement de l'humus et son accumulation en B_h;
3. le rapport C/N particulièrement élevé, témoignant d'un humus très pauvre en azote.

Le second tableau met en évidence l'appauvrissement systématique en minéraux des horizons cendreux (A_2 et B_h) ainsi que leur désaturation en bases, du fait de la destruction partielle du complexe absorbant (il ne subsiste pratiquement que des grains de quartz). Par contre, dès que le sol contient des traces de calcaire actif, il est saturé en Calcium (G et C).

En résumé, le sol du Sphagno-Piceetum est caractérisé par un engorgement temporaire ou permanent par l'eau stagnante. Il ne peut se développer qu'en terrain plat ou très peu incliné. La roche mère imperméable (argile glaciaire ou marne riche en éléments silicatés) s'oppose plus ou moins à l'écoulement de l'eau. Le climat froid et humide ralentit considérablement la décomposition de l'humus et il se développe un horizon caractérisé d'humus brut du type hydromor, voire même de tourbe de sphaignes. C'est essentiellement l'épaisseur de l'horizon A_0 qui détermine la sous-association:

— betuletosum lorsque les racines n'ont aucun contact avec les horizons minéraux; dans ce cas il s'agit d'un véritable marais bombé;

— blechnetosum lorsque les racines sont en contact avec les horizons minéraux; il s'agit ici d'un Podzol à Pseudogley ou à Stagnogley.

6. *Répartition.* — Les forêts de ce type sont rares dans le Jura. Nous en connaissons aux endroits suivants: Forêt de Frasne (Département du Jura, France), Bois du Carre (Vallée de Joux, Vaud), La Grosse Prise - Le Bois du Vau - La Cornée (La Brévine, Neuchâtel), Vallon des Rondes - Chez le Brandt (Les Verrières, Neuchâtel), Les Saignoles - Creux au Moine (Pouillerel, Neuchâtel), Métairie du Bois Raiguel - Métairie de Gléresse (Chasseral, Berne), Etang de la Gruyère (Tramelan, Berne), Plateau du Russey - Blancheroche-Fournet (Département du Doubs, France). Dans les Vosges, nous avons vu des peuplements correspondant aux deux sous-associations que nous décrivons pour le Jura.

7. *Sylviculture.* — La sous-association à *Betula pubescens,* bordant les marais bombés, n'a guère qu'une fonction protectrice. Les exploitations devraient y être exceptionnelles et très faibles: elles devraient même se borner aux plantes dépérissantes. Un drainage bien entretenu peut stimuler l'accroissement de ces forêts dont la profondeur d'enracinement est limitée par le niveau du plan d'eau.

La sous-association à *Blechnum* n'est guère plus intéressante pour le forestier: la compacité et le manque d'aération du sous-sol limitent le nombre des essences et l'accroissement. On aura soin de conserver la forêt aussi dense que possible pour favoriser le drainage de surface exercé par les racines et pour empêcher l'horizon asphyxiant B_g de s'approcher de la surface.

L'épicéa est la seule essence de rapport capable de se contenter de sols si pauvres. Dans les stations de transition avec la Sapinière à Prêles, le sapin arrive à concurrencer l'épicéa. Le sol, à la fois acide et compact, convient mal au hêtre et encore moins à l'érable sycomore. Le sorbier des oiseleurs est la seule essence feuillue qui puisse être utilisée pour favoriser la régénération des résineux et pour améliorer un peu la composition de l'humus. Il faut le conserver à tout prix.

Certains pâturages humides et acides à Nard sont issus de cette station. En cas de reboisement, l'épicéa et le sorbier des oiseleurs seraient tout indiqués.

Localisation des relevés du tableau N° 8. Sphagno-Piceetum

No	Lieu	Canton Pays	Carte	Coordonnées
1	Blancheroche-Fournet. Dpt du Doubs	France	1124	551300/224450
2	La Cornée. La Brévine.....	NE	1162	528200/201520
3	Bois de Frasne. Dpt du Jura	France	XXXIV	892 /209
4	Bois du Carre. Le Brassus	VD	1241	501770/156320
5	Etang de la Gruyère	BE	1105	570780/231920
6	Les Saignoles. Le Locle	NE	1143	548600/215260
7	Etang de la Gruyère	BE	1105	570700/232180
8	Blancheroche-Fournet. Dpt du Doubs	France	1124	551220/224480
9	Creux au Moine. Les Planchettes	NE	1143	549860/216920
10	Bois de Frasne. Dpt du Jura	France	XXXIV	892 /209
11	Bois du Carre. Le Brassus	VD	1241	501850/156380
12	Bois de Frasne. Dpt du Jura	France	XXXIV	892 /209
13	Etang de la Gruyère	BE	1105	570850/231980
14	Métairie du Bois Raiguel. Chasseral	BE	1125	577160/223000
15	La Cornée. La Brévine	NE	1162	528030/201640
16	Métairie du Bois Raiguel. Chasseral	BE	1125	576000/222600
17	La Cornée. La Brévine	NE	1162	528080/201660
18	Les Saignoles. Le Locle	NE	1143	548660/215670
19	Grosse Prise. La Brévine.....	NE	1162	528200/200920
20	Les Ecorces. Charquemont. Dpt du Doubs	France	1124	550900/227300
21	Les Ecorces. Charquemont. Dpt du Doubs	France	1124	551140/227070

V. SPHAGNO-MUGETUM
Sapinière à Prêle. Schachtelhalm-Tannenwald

Ce groupement a déjà été décrit avec plus ou moins de précision par de nombreux auteurs: Schröter, dans Früh et Schröter (1904), Spinner (1926), Oberdorfer (1934, 1936, 1957), Ischer (1935), Höhn (1936), Bartsch (1940), Lüdi (1945), Moor (1947), Chastain (1952), Kuoch (1954), Guinochet (1955).

1. *Physionomie.* — Uniforme et monotone, composée de très peu d'espèces, la forêt recouvrant les tourbières est trouée de-ci de-là, de clairières marécageuses avec leurs étangs bordés de sphaignes flottantes et de Laiches. Ce n'est que tard en automne que la forêt des tourbières se pare de ses couleurs les plus vives: le rouge lie de vin des sphaignes, l'orange, le mauve et le rose de l'airelle des marais, le jaune paille des bouleaux et des Laiches contrastent alors avec le vert sombre des pins.

2. *Composition floristique* (voir tableau N° 9). — La juxtaposition en mosaïque de terrains à écologie très différente doit rendre ici le phytosociologue particulièrement circonspect. Une forêt de tourbière écologiquement et floristiquement pure occupe toujours un territoire plus ou moins morcelé, en contact avec les associations des Scheuchzerietalia palustris ou du Sphagnion fusci. Nous avons cherché à ne décrire dans nos relevés que des surfaces aussi homogènes que possible; c'est pourquoi le tableau N° 9 contient si peu d'espèces.

Betula nana est l'espèce caractéristique d'association. Nous ne connaissons qu'une seule sous-association dans le Jura (Sphagno-Mugetum betuletosum). Les espèces différentielles d'association se confondent donc avec celles de la sous-association «betuletosum» Kuoch 1954: ce sont des espèces des marais bombés comme *Aulacomnium palustre, Eriophorum vaginatum, Oxycoccus quadripetalus* et *Andromeda polifolia,* que nous ne pouvons pas considérer comme véritables caractéristiques puisqu'elles sont fréquentes dans d'autres groupements non forestiers. (Scheuchzerietalia palustris, Sphagnion fusci).

Les trois *Vaccinium* et les Sphaignes occupent à eux seuls toute la surface. Les autres espèces ne végètent que par pieds isolés ou par petits groupes, dans les sphaignes et les autres mousses.

C'est l'association jurassienne du Vaccinio-Piceion la plus pauvre en espèces caractéristiques de la classe, de l'ordre et de l'alliance. Les bonnes espèces des Pessières, comme *Lycopodium annotinum* et *Hylocomium umbratum* ont disparu, de même que les Pyroles. L'épicéa lui-même est peu fréquent. Ce n'est pas par hasard qu'il figure dans les mêmes relevés que *Listera cordata:* ce comportement à la limite de leur répartition naturelle

nous prouve que ces deux espèces sont étroitement apparentées au point de vue écologique. Le tableau N° 9 (où les relevés sont ordonnés selon l'écologie) débute par les peuplements correspondant aux stations extrêmes (proches du Sphagnion fusci ou du centre des marais bombés) pour aboutir aux plus mésophiles (proches du Sphagno-Piceetum). Nous voyons qu'avec l'épicéa le nombre des espèces de l'alliance, de l'ordre et de la classe, a tendance à augmenter, de même que l'abondance et la sociabilité de *Vaccinium Myrtillus* dont l'écologie (quoique très vague) a plus d'affinités avec celle de l'épicéa qu'avec celle du Pin de montagne. Inversément, les espèces différentielles et *Calluna vulgaris* (espèce de lande ouverte) diminuent au fur et à mesure que la station s'améliore par abaissement du plan d'eau et fermeture du massif.

Les lichens sont beaucoup moins abondants que dans le marais bombé ouvert proprement dit, mais plus nombreux que dans les pessières.

3. *Systématique.* — Tüxen (1955) classe le Sphagno-Mugetum dans l'alliance du Piceo-Pinion-uncinatae (ordre des Vaccinietalia uligionosi) tandis qu'Oberdorfer (1957) le situe dans la sous-alliance Eu-Vaccinio-Piceion (ordre des Vaccinio-Piceetalia).

Il nous paraît inutile de nous étendre sur ce point de pure systématique. Nous nous rallions provisoirement à la classification de Braun-Blanquet (1939) en situant notre association dans l'alliance du Vaccinio-Piceion.

Le nom de Vaccinio-Mugetum adopté par Oberdorfer (1934, 1957) prêtant à confusion avec Lycopodio-Mugetum Moor 1957 et Rhododendro-Mugetum Braun-Blanquet 1939, nous adoptons, avec le terme de Sphagno-Mugetum, la nomenclature de Kuoch (1954). Notre association est en contact écologique avec les groupements du Sphagnion fusci et des Scheuchzerietalia palustris d'une part, avec le Sphagno-Piceetum d'autre part.

Le Sphagno-Mugetum juniperetosum Kuoch 1954 a beoucoup d'affinités avec notre Lycopodio-Mugetum des crêtes rocheuses: *Rhododendron ferrugineum, Juniperus communis, Lycopodium annotinum, Sorbus Chamaemespilus, Cetraria islandica, Cladonia gracilis elongata* sont communs aux deux groupements.

4. *Sol, climat local.* — Le sol du Sphagno-Mugetum est un marais bombé à plan d'eau élevé. L'humus brut et la tourbe oligotrophe gorgée d'eau, d'épaisseur très variable (35 cm — plusieurs mètres!) reposent sur un sous-sol imperméable d'argile glaciaire ou de marne. Cette tourbe est très acide [27] et peut se dessécher en surface pendant l'été, malgré le plan d'eau élevé. Les racines sont concentrées dans les 20 ou 30 cm supérieurs.

[27] C'est dans cette station que nous avons mesuré les pH les plus bas: ils varient entre 2,7 et 4,1 pour l'horizon A_0.

Tableau 9. Sphagno-Mugetum

No. du relevé		1	2	3	4	5	6	7	8	9	Const. %
Altitude m		1000	1075	1050	830	830	1005	1155	1000	1000	
Exposition		-	-	-	-	-	-	-	N	N	
Pente %		0	0	0	0	0	0	0	5	5	
Recouvrement %	Y	10	60	70	50	50	60	70	80	100	
	⅄	40	10	20	20	20	20	10	2	10	
	4	90	90	80	90	90	80	90	90	90	
	ψ	100	100	100	100	100	100	50	80	80	
Surface du relevé m2		100	100	200	200	100	100	100	200	200	
Arbres et arbrisseaux											
Pinus Mugo	Y	2.2	4.4	4.4	3.4	3.4	4.4	4.4	5.5	3.4	
	⅄	3.2	1.1	2.2	2.2	2.2	1.2	1.1	+.1	+.1	100
	4	-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	
Picea Abies	Y	-	-	-	-	-	-	-	-	3.2	
	⅄	-	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	67
	4	-	-	-	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	
Betula pubescens	Y	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	2.2	67
	⅄	-	-	-	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	
Betula nana	⅄	(+)	-	+.2	-	-	+.1	-	-	-	33
Sorbus aucuparia	Y	-	-	-	-	-	-	-	-	+.1	22
	⅄	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	
Sorbus Mougeotii	⅄	-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	11
Abies alba	⅄	-	-	-	-	-	-	-	-	r	11
Lonicera coerulea		-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	11
Espèce caractéristique d'association											
Betula nana		(+)	-	+.2	-	-	+.1	-	-	-	33
Espèces différentielles d'association											
Aulacomnium palustre		1.2	1.2	2.2	2.2	1.2	+.2	+.1	-	-	78
Eriophorum vaginatum		2.2	-	+.1	+.1	+.2	+.1°	+.1°	-	-	67
Oxycoccus quadripetalus		1.2	-	1.2	2.2	2.2	+.1	-	-	-	56
Andromeda Polifolia		+.1	+.1°	+.2	+.2	-	+.1	-	-	-	56
Espèces caractéristiques d'alliance, d'ordre et de classe (Vaccinio-Piceion, - Piceetalia, - Piceetea)											
Pinus Mugo		2.2	4.4	4.4	3.4	3.4	4.4	4.4	5.5	3.4	100
Vaccinium uliginosum		2.2	2.2	3.4	3.3	2.2	2.2	1.2	1.1	+.1	100
Vaccinium Vitis-idaea		+.1	1.2	3.3	2.3	1.2	2.2	2.3	2.2	1.2	100
Pleurozium Schreberi		1.2	4.4	4.4	3.3	2.3	1.2	1.2	2.3	2.2	100
Picea Abies		-	-	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	3.2	67
Listera cordata		-	-	-	+.1°	(+)	+.2	1.2	+.1	+.2	67
Ptilium crista-castrensis		-	-	+.1	-	1.2	+.1	1.2	-	-	44
Melampyrum silvaticum		-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	-	22
Empetrum nigrum		-	1.2	-	-	-	-	-	-	-	11
Cladonia gracilis elongata		-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	11
Rhytidiadelphus loreus		-	-	-	-	-	-	+.1	-	-	11
Compagnes											
a. herbacées											
Vaccinium Myrtillus		+.1	4.4	2.3	3.3	4.4	4.4	4.4	5.5	5.5	100
Calluna vulgaris		5.5	+.2	1.2	2.3	2.2	+.1	+.1°	+.1	-	89
Orchis maculata		-	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	22
Molinia coerulea		-	+.1°	-	-	-	+.1	-	-	-	22
Melampyrum pratense		-	+.1	-	-	-	-	-	-	-	11
Equisetum silvaticum		-	-	-	-	-	-	1.2	-	-	11
Carex fusca		-	-	-	-	-	-	+.2°	-	-	11
Goodyera repens		-	-	-	-	-	-	-	+.1	-	11
b. mousses											
Sphagnum *		5.5	2.3	2.3	5.5	4.4	4.4	3.3	4.4	4.4	100
" magellanicum *		x	x	x	x	x	x	x	x	x	100
" acutifolium *		x	x	x	-	x	x	x	x	x	89
" parvifolium *		x	-	x	x	x	x	-	x	-	67
" fuscum *		x	-	x	-	-	-	-	x	x	44
Dicranum scoparium		+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	+.2	1.2	100
Hylocomium splendens		+.2	+.2	+.2	2.2	3.3	+.2	1.2	3.3	3.3	100
Polytrichum juniperinum+gracile		-	+.2	2.2	+.2	+.2	+.2	1.2	+.2	1.2	89
Rhytidiadelphus triquetrus		-	+.2	-	1.2	1.2	-	-	+.2	-	44
Dicranodontium denudatum		+.2	-	+.1	-	-	+.2	-	+.2	-	44
Mnium sp.		+.1	-	-	-	-	-	-	+.1	+.1	33
Georgia pellucida		-	-	-	-	-	+.2	-	-	+.2	22
Calypogeia sp.		-	-	-	-	-	+.2	-	-	1.2	22
Cephalozia sp.		-	-	-	-	-	+.1	-	-	+.1	22
Dicranum undulatum		-	-	+.2	-	-	-	-	-	-	11
Scapania sp.		-	-	-	-	-	+.1	-	-	-	11
Polytrichum commune		-	-	-	-	-	-	+.2	-	-	11
Leucobryum glaucum		-	-	-	-	-	-	-	+.2	-	11
Lophozia ventricosa		-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	11
Lophozia gracilis		-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	11
Lepidozia reptans		-	-	-	-	-	-	-	-	+.2	11
c. lichens.											
Cladonia rangiferina		2.3	+.1	1.2	+.2	-	+.1	+.2	1.2	-	78
Cladonia pyxidata		1.2	-	+.1	-	+.1	+.1	-	+.2	-	56
Cladonia furcata		-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	+.1	-	44
Cladonia squamosa		-	-	-	+.1	-	+.1	-	1.2	-	33
Cladonia deformis		+.2	-	-	-	-	-	-	+.2	+.2	33
Cladonia cenotea		-	-	-	+.1	-	-	-	+.2	-	22
Cladonia alpestris		(+)	-	-	-	-	+.1	-	-	-	22
Cladonia silvatica		-	-	-	+.2	-	-	-	-	-	11

* Les espèces du genre Sphagnum ne purent pas toutes être déterminées sur le terrain. L'abondance-dominance et la sociabilité sont donc indiquées globalement pour le genre.

Leur situation au fond des hautes vallées du Jura à climat très humide et froid d'une part, leur sous-sol gorgé d'eau en permanence d'autre part, confèrent aux forêts de tourbières des conditions de climat local très spéciales.

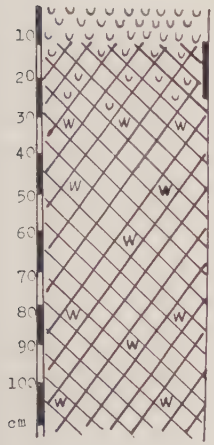


Fig. 27. Profil du *Sphagno-Mugetum*

Forêt de Frasne (Département du Jura, France). 830 m.
Relevé N° 4 du tableau N° 9

0-10 cm: Sphaignes et mousses non décomposées.

10-25 cm: Mor tourbeux brun-noir contenant de nombreuses racines. Un peu compact. C'est ici la zone principale d'enracinement. pH à 15 cm: 3,6 et 4,1.

25-100 cm et plus: Tourbe suintante, sans terre minérale ni squelette. pH à 50 cm: 3,7.

Le sondage se remplit d'eau au fur et à mesure qu'on le creuse!

5. *Répartition.* — Le Sphagno-Mugetum du Jura est répandu au-dessus de 800 m d'altitude dans de nombreuses vallées à fond plat et imperméable, parfois même sur des croupes à sous-sol marneux. C'est la forêt de pins de montagne et de bouleaux qui recouvrait la plupart des tourbières du Haut-Jura avant leur exploitation. Il n'en reste que des vestiges.

Nous le connaissons de la région de Frasne - Pontarlier (Département du Jura, France), de la vallée de Joux, entre le lac des Rousses et le lac de Joux, de la Vraconne (Sainte-Croix, Vaud), de la vallée de La Brévine (Neuchâtel), de la vallée des Ponts-de-Martel (Neuchâtel), du Val de Travers (Noiraigue, Neuchâtel), de Pouillerel (Neuchâtel), du Plateau du Russey (Département du Doubs, France), de la Joux du Plane (Neuchâtel), des Pontins (Saint-Imier, Berne), et de nombreux endroits des Franches Montagnes (Berne), en particulier de l'Etang de la Gruyère.

On retrouve la même association, avec une composition floristique presque identique, en Scandinavie, dans l'Erzgebirge, en Forêt-Noire, en Bavière et dans la Forêt de Bohème.

6. *Sylviculture.* — Comme toutes les forêts de pins de montagne de nos régions tempérées, la Pineraie à Sphaignes des marais bombés est une association relique improductive, qui mérite d'être protégée en raison de la rareté des espèces qu'elle héberge et de l'intérêt qu'elle présente pour les études palynologiques.

Localisation des relevés du tableau N° 9. Sphagno-Mugetum

No	Lieu	Canton Pays	Carte	Coordonnées
1	Bois des Lattes. Les Ponts-de-Martel ..	NE	1163	545000/202600
2	Lac des Rousses	France	1240	496450/150700
3	Le Cachot. La Chaux-du-Milieu	NE	1143	541200/206370
4	Bois de Frasne.....	France	XXXIV	892 /2097
5	Bois de Frasne	France	XXXIV	892 /2096
6	Etang de la Gruyère	BE	1105	570750/232250
7	Les Saignoles. Le Locle.....	NE	1143	548650/215350
8	Bois des Lattes. Les Ponts-de-Martel ..	NE	1163	544940/202660
9	Bois des Lattes. Les Ponts-de-Martel ..	NE	1163	544900/202700

VI. EQUISETO-ABIETETUM

Sapinière à Prêle. Schachtelhalm-Tannenwald

Moor (1952) décrit dans le Jura la sous-association à *Fraxinus*, tandis que Kuoch (1954) étudie dans les Préalpes la sous-association à *Hylocomium*. Pour compléter l'étude de Moor, nous nous bornerons à analyser ici la sous-association à *Hylocomium* qui n'était pas connue dans le Jura. Du fait de la rareté et de la faible étendue de ces stations, il est difficile d'en abstraire le «type moyen». C'est ce que nous avons tenté de faire dans notre tableau N° 10.

1. *Physionomie et composition floristique* (voir tableau N° 10). — Ce sont des forêts mélangées de sapin, hêtre, épicéa, sur sol détrempé. C'est souvent le sapin qui domine, mais nous ignorons quelle est la part d'influence de la station et celle du traitement dans cette prédominance. Le hêtre et l'épicéa peuvent être co-dominants. Nous n'avons jamais rencontré de frêne. Grâce à la Prêle des bois, à la Canche céspiteuse, aux fougères et aux hautes herbes, la station est facile à reconnaître.

C'est sans contredit dans cette station qu'*Equisetum silvaticum* a son optimum jurassien; c'est pourquoi, avec Moor, nous attribuons à cette ravissante espèce le rôle de caractéristique d'association. Elle ne figure avec quelque constance dans aucune autre association jurassienne du Fagion. On la retrouve dans le Sphagno-Piceetum, comme différentielle d'association; là, non seulement elle est moins fréquente, mais encore sa vitalité est moindre. Les différentielles d'association: *Deschampsia caespitosa, Caltha palustris, Carex remota, Geum rivale, Valeriana dioceca* et *Filipendula ulmaria* rappellent le Carici remotae-Fraxinetum et le Pruno-Fraxinetum.

Le climat montagnard et la roche mère pauvre en carbonates expliquent la présence d'un bon nombre d'espèces acidophiles: *Vaccinium Myrtillus,*

Veronica officinalis, Maianthemum bifolium, Dryopteris austriaca ssp. dilatata, Blechnum spicant, Luzula luzulina, Dryopteris disjuncta, Pyrola rotundifolia, Rhytidiadelphus loreus, Polytrichum attenuatum, Dicranum scoparium, Ptilium Crista castrensis et *Sphagnum acutifolium.*

2. *Systématique.* — Dans le tableau N° 10 nous avons sélectionné 8 relevés ordonnés selon le nombre décroissant des différentielles d'association. L'Equiseto-Abietetum fait partie de l'alliance du Fagion, tout en étant en contact avec le Vaccinio-Piceion. Notre sous-association hylocomietosum du Jura central diffère du groupement décrit par Moor (1952) au Weissenstein:

1. par l'importance d'*Abies* et de *Picea*, par l'absence de *Fraxinus* et par la vitalité relativement faible d'*Acer Pseudoplatanus,*
2. par l'absence d'espèces du Fraxino-Carpinion (excepté *Carex remota*),
3. par une représentation beaucoup plus faible des éléments du Fagion,
4. par la présence de nombreuses espèces acidophiles. Elle est donc plus montagnarde.

L'Equiseto-Abietetum hylocomietosum est en contact d'une part avec le Sphagno-Piceetum blechnetosum, comme l'attestent *Rhytidiadelphus loreus, Luzula luzulina, Dryopteris disjuncta, Ptilium Crista-castrensis* et *Hylocomium umbratum*, d'autre part avec l'Abieti-Fagetum petasitetosum, avec des espèces comme *Petasites albus, Sanicula europaea, Ranunculus lanuginosus* et *Veronica montana.*

L'association décrite par Kuoch (1954) dans les Préalpes a sensiblement la même «teinte» que la nôtre, quoiqu'un peu plus acidophile et plus montagnarde. Elle possède les mêmes espèces importantes, mais classées différemment. Kuoch a renoncé à choisir *Equisetum silvaticum* comme caractéristique d'association parce que, dans la région du Flysch en particulier, on le rencontre avec une fréquence et une vitalité identiques dans l'Adenostylo-Abietetum equisetetosum[28]. Ce n'est pas le cas dans les Préalpes calcaires et dans le Jura où l'Adenostylo-Abietetum est remplacé par l'Aceri-Fagetum.

En résumé, l'Equiseto-Abietetum a des affinités floristiques et écologiques avec les groupements suivants:

Carici remotae-Fraxinetum Koch 1926
Pruno-Fraxinetum Oberdorfer 1953
Chaerophyllo-Ranunculetum Oberdorfer 1952
Abieti-Fagetum petasitetosum Moor 1957
Sphagno-Piceetum Kuoch 1954
(en particulier avec la sous-association à *Blechnum Spicant*)

---

[28] Kuoch, in litteris.

3. *Sol.* — Bach (1950) a décrit le sol de la sous-association à *Fraxinus* dans le Jura, tandis que Bach, Kuoch et Iberg (1954) ont étudié celui de la sous-association à *hylocomium* dans les Préalpes. Pour être complet, nous pensons qu'il est bon de rendre compte de nos observations, même si elle corroborent simplement celles de ces auteurs.

D'après la végétation (*Equisetum silvaticum, Blechnum Spicant*, etc.), le sol de l'Equiseto-Abietetum hylocomietosum du Jura doit offrir une certaine analogie avec celui du Sphagno-Piceetum blechnetosum; toutefois, comme la plupart des espèces d'humus brut qui caractérisaient la Pessière à Sphaignes sont remplacées par des hautes herbes et par des espèces neutrophiles des sols argileux, il est à prévoir que le sol de la Sapinière à Prêle sera moins pauvre en substances nutritives et surtout qu'il n'aura pas d'humus brut.

Dans nos relevés, la pente du terrain varie de 0 à 40 % (moyenne: 24 %).

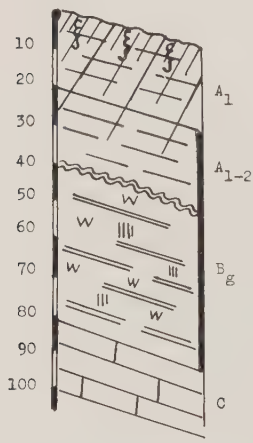


Fig. 28. Profil de *l'Equiseto-Abietetum hylocomietosum*

Combe des Sagnettes. Les Ponts-de-Martel (Neuchâtel). 1185 m. Relevé N° 4 du tableau N° 10

A_1, 0-20 cm: Mull argileux formant des agrégats collants. Forte activité biologique (taupes, lombrics). Nombreuses racines. Couleur: gris-brun. Pas de squelette. Pas de carbonates. pH à 10 cm: 4,7. Transition diffuse avec A_{1-2}.

A_{1-2}, 20-40 cm: Horizon très compact et partiellement saturé d'eau, très argileux, plastique. Couleur: gris-brun avec taches ocre et gris verdâtre peu marquées. Peu de racines. Pas de squelette. Pas de carbonates. pH à 30 cm: 6,5. Transition diffuse avec B_g.

B_g, 40-80 cm: Horizon très compact, complètement saturé d'eau. Marne plastique sans structure, devenant de plus en plus compacte et dure vers le fond du profil. Quelques restes d'anciennes racines. Pas de squelette. pH à 60 cm: 7,6. Carbonates à partir de 40 cm. Transition diffuse avec C.

C, Dès 80 cm: marne argovienne plus ou moins altérée, dure, avec stratification bien visible. Couleur: gris-bleuâtre.

En résumé, le sol de l'Equiseto-Abietetum hylocomietosum du Jura est un sol brun lessivé, à Pseudogley plus ou moins marqué. Il est gorgé d'eau, très argileux, compact et n'a pas de squelette en surface. La roche mère est formée par des marnes séquaniennes ou argoviennes riches en éléments silicatés. Du fait de la compacité du sol, de son manque d'aération et de sa teneur en argile exagérée (trop de pores fins), une grande partie de l'eau est inutilisable pour la végétation.

Tableau 10. Equiseto-Abietetum hylocomietosum

No du relevé		1	2	3	4	5	6	7	8	Constance %
Altitude m		1190	1180	1180	1185	850	1200	1200	1170	
Exposition		NNW	N	SE	E	-	SE	NNW	N	
Pente %		20	40	20	30	0	10	30	40	
Recouvrement	Y	80	80	80	80	60	60	70	90	
	ⅹ	30	10	10	10	10	30	20	20	
	4	60	90	90	75	80	100	70	90	
	Y	100	80	60	60	90	30	100	20	
Surface du relevé m2		200	200	200	400	100	100	300	200	
Arbres										
Abies alba	Y	4.4	3.3	4.3	4.3	4.3	3.2	3.3	3.2	100
	ⅹ	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	+.1	
	4	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	
Fagus silvatica	Y	+.1	(+)	2.2	+.1	+.1	3.2	+.1	3.3	100
	ⅹ	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	1.1	
	4	r	-	-	+.1	-	-	-	-	
Picea Abies	Y	2.2	3.3	+.1	2.2	1.2	+.1	2.1	+.1	100
	ⅹ	1.2	+.1	-	+.1	-	+.1	1.1	+.1	
	4	-	+.1	-	+.1	-	-	+.1	-	
Acer Pseudoplatanus	Y	-	-	-	-	-	-	-	2.1	
	ⅹ	-	+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	-	75
	4	-	-	-	+.1	-	-	+.1	+.1	
Arbustes										
Sorbus aucuparia		+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	100
Lonicera nigra		+.1	1.2	1.1	1.2	+.1	2.2	1.2	1.2	100
Rubus idaeus		+.1	-	+.1	+.1	-	1.2	+.1	+.1	75
Rosa pendulina		1.2	1.2	-	+.1	-	+.1	+.1	-	62
Sorbus Aria		+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	37
Daphne Mezereum		-	+.1	-	-	-	-	+.1	(+)	37
Espèce caractéristique d'association										
Equisetum silvaticum		1.1	2.2	1.1	1.1	2.2	1.2	1.2	1.2	100
Espèces différentielles d'association										
Deschampsia caespitosa		+.2	3.3	+.2	+.1	+.1	2.2	1.2	1.2	100
Caltha palustris		+.1	+.1°	+.1	+.1°	-	-	+.1°	-	62
Carex remota		(+)	-	+.1	-	+.1	+.2	-	-	50
Geum rivale		-	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	37
Valeriana dioeca		+.2	1.2	-	-	+.1	-	-	-	37
Filipendula ulmaria		+.1°	-	-	-	-	-	-	-	12
Espèces caractéristiques d'alliance (Fagion)										
Prenanthes purpurea		1.1	1.2	+.1	+.1	+.1	+.1	2.1	1.2	100
Epilobium montanum		+.1	+.1	+.1	-	+.1	+.1	+.1	-	75
Petasites albus		-	(+)	4.4	1.2	1.2	-	-	1.2	62
Sanicula europaea		-	+.1	1.2	1.2	-	2.2	-	-	50
Centaurea montana		-	+.1	-	-	-	-	+.1	+.1	37
Aruncus silvester		-	-	-	+.1	-	-	-	(+)	25
Elymus europaeus		-	-	-	-	-	+.2	-	-	12
Neottia Nidus-avis		-	-	-	-	-	(+)	-	-	12
Espèces caractéristiques d'ordre (Fagetalia)										
Carex silvatica		+.1	1.2	1.2	1.1	2.2	2.2	1.1	1.2	100
Phyteuma spicatum		r	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	-	+.1	88
Primula elatior		-	+.1	1.1	1.1	+.1	1.1	+.1	1.1	88
Lysimachia nemorum		+.1	+.1	+.2	+.1	+.1	1.2	+.1	-	88
Catharinea undulata		+.1	+.2	+.2	1.2	-	1.2	+.2	2.2	88
Dryopteris Filix-mas		1.2	2.2	+.1	+.1	-	+.1	1.2	-	75
Viola silvestris		-	+.1	+.1	+.1	1.2	1.1	-	+.1	75
Ranunculus lanuginosus		-	-	+.1	+.1	-	1.2	+.1	1.2	62
Veronica montana		-	-	1.1	+.1	+.1	1.2	-	-	50
Asperula odorata		-	-	1.2	1.2	-	2.2	-	1.2	50
Paris quadrifolia		-	-	+.1	+.1	-	-	-	+.1	37
Eurhynchium striatum		-	-	-	+.1	-	-	-	1.2	25
Lamium Galeobdolon		-	-	1.1	-	-	-	-	-	12

Potentilla sterilis	-	-	-	-	+.1	-	-	-	12
Adoxa moschatellina	-	-	+.1	-	-	-	-	-	12
Espèces caractéristiques de classe (Querco-Fagetea)									
Ranunculus nemorosus ssp.radicesc.	1.2	1.2	-	1.2	1.2	-	+.2	+.2	75
Sorbus Aria	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	-	37
Lathyrus vernus	-	-	+.1	-	-	+.1	-	1.1	37
Corylus Avellana	+.1	-	-	-	-	-	-	-	12
Epipactis latifolia	-	-	-	-	+.1	-	-	-	12
Anemone nemorosa	-	-	-	-	-	-	-	+.1	12
Compagnes									
a. herbacees									
Vaccinium Myrtillus	3.3	1.2	1.2	1.2	2.2	1.2	1.2	+.2	100
Athyrium Filix-femina	1.1	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	1.2	2.2	100
Crepis paludosa	+.1	2.2	2.2	+.2	+.1	1.2	1.1	+.2	100
Oxalis acetosella	2.2	1.2	1.2	2.2	1.2	1.2	1.2	+.2	100
Hieracium murorum	+.1	+.1	1.1	1.1	+.1	+.1	+.1	+.1	100
Ajuga reptans	+.1	1.2	+.1	+.1	1.2	1.1	+.1	1.1	100
Veronica officinalis	r°	+.1	-	+.1	+.1	+.1	+.1	+.1	88
Maianthemum bifolium	1.2	+.1	+.2	+.2	+.1	-	+.1	+.1	88
Fragaria vesca	r	1.1	-	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	88
Polygonatum verticillatum	-	+.1	+.2	+.2	1.2	+.2	+.1	1.2	88
Orchis maculata	r	r°	+.1	+.1	+.1	+.1	r°	-	88
Adenostyles Alliariae	-	1.2	+.1	1.2	-	3.2	1.2	2.3	75
Dryopteris austriaca ssp.dilatata	+.1	+.1	-	+.1	-	+.1	+.1	-	62
Blechnum Spicant	+.2	+.2	-	+.1	-	-	1.2	+.2	62
Ranunculus aconitifolius ssp.acon.	-	-	+.1	+.1	-	+.1	+.2	1.2	62
Luzula luzulina	+.1	+.1	-	+.1	-	-	+.2	-	50
Cardamine pratensis	-	+.1	+.1	+.1	-	-	+.1	-	50
Streptopus amplexifolius	-	(+)	(+)	+.2	-	--	-	+.1	50
Geranium silvaticum	-	+.1	-	-	+.1	-	+.1	1.1	50
Rubus fruticosus	+.1	1.2	-	-	2.2	+.1	-	-	50
Solidago Virga-aurea	+.1	+.1	+.1	-	-	-	-	+.1	50
Dryopteris disjuncta	-	+.1	r	+.2	-	-	+.1	-	37
Senecio Fuchsii	-	-	2.2	1.2	-	1.2	-	-	37
Polygonum Bistorta	+.1	+.1	-	--	-	-	-	r	37
Knautia silvatica	-	+.1	-	-	-	+.1	+.1	-	37
Luzula silvatica	-	+.1	-	-	-	-	-	+.1	25
Pyrola rotundifolia	-	+.1	-	-	-	-	+.2	-	25
Chaerophyllum hirsutum	-	-	+.1	+.1	-	-	-	-	25
Luzula pilosa	-	-	-	-	+.1	-	-	r	25
Ranunculus repens	-	-	1.2	-	-	1.2	-	-	25
Geranium Robertianum	-	-	+.1	-	-	+.2	-	-	25
Veronica Chamaedrys	-	+.1	-	-	-	+.1	-	-	25
Carex flacca	-	+.1	-	-	+.2	-	-	-	25
Prunella vulgaris	-	+.1	-	-	+.2	-	-	-	25
Heracleum Sphondylium	-	+.1	-	-	-	-	+.1	-	25
Carex pallescens	+.1	r	-	-	-	-	-	-	25
Equisetum arvense	+.1	-	-	-	+.1	-	-	-	25
b. mousses.									
Hylocomium splendens	2.2	3.3	3.3	2.2	3.4	2.2	3.4	1.2	100
Rhytidiadelphus loreus	4.4	3.4	2.3	2.3	3.3	+.2	3.3	1.2	100
Polytrichum attenuatum	2.3	+.2	1.2	1.2	1.2	-	+.2	+.2	88
Plagiochila asplenioides	1.2	1.2	2.2	1.2	1.2	-	+.2	1.2	88
Rhytidiadelphus triquetrus	+.1	-	1.2	2.3	1.2	2.2	+.2	+.2	88
Thuidium tamariscifolium	2.2	-	2.2	2.2	1.2	2.2	1.2	-	75
Mnium undulatum	-	1.2	+.2	1.2	+.2	+.2	+.1	-	75
Dicranum scoparium	1.2	+.2	-	1.2	+.2	-	1.2	+.1	75
Pellia epiphylla	1.2	+.2	-	+.1	-	-	+.2	1.2	62
Mnium punctatum	1.2	-	-	+.2	-	-	+.2	+.1	50
Cirriphyllum piliferum	-	1.2	-	1.2	-	-	+.2	1.2	50
Calypogeia trichomanis	-	-	-	-	-	-	+.1	+.2	25
Ptilium crista-castrensis	+.2	-	-	-	-	-	1.2	-	25
Sphagnum acutifolium	-	-	-	-	+.2	-	+.2	-	25
Lophocolea bidentata	-	+.1	-	-	-	-	-	+.2	25

Espèces ne figurant pas au tableau Accidentelles.

No 1: Veratrum album, Juncus effusus, Sphagnum quinquefarium. No 2: Salix grandifolia. No 3: Circaea intermedia, Chrysosplenium alternifolium, Melandrium diurnum. No 4: Galium rotundifolium. No 5: Pyrola secunda, Pyrola minor, Dryopteris Phegopteris, Stachys officinalis. No 7: Cicerbita alpina, Hylocomium umbratum. No 8: Fissidens bryoides.

Comme nous le verrons à la page 142, le facteur écologique différenciant la Sapinière à Prêle de la Pessière à Sphaignes réside dans la pente du terrain, donc dans le régime hydrique.

L'Equiseto-Abietetum hylocomietosum est le dernier groupement des Querco-Fagetea capable de coloniser un sol imperméable aussi acide. Il suffit de peu (pente plus faible) pour que le sol brun à Pseudogley soit remplacé par un Podzol avec un groupement des Vaccinio-Piceetea (Sphagno-Piceetum blechnetosum).

4. *Répartition.* — L'Equiseto-Abietetum colonise de préférence le fond et les versants en pente douce des petits vallons isoclinaux, exclusivement sur roche mère marneuse. On ne le rencontre jamais sur de fortes pentes. Comme le fond des vallons a souvent été défriché, il n'en subsiste que de petites surfaces.

Moor (1952) décrit l'association dans la région du Weissenstein. Nous l'avons étudiée personnellement aux endroits suivants:

1. Métairie de Gléresse sous Chasseral (Berne), 2. Combe des Cugnets — les Rochers-Bruns (Neuchâtel), 3. Entre deux Monts — Grand Som-Martel (Neuchâtel), 4. Combe des Sagnettes sur Les Ponts-de-Martel (Neuchâtel), 5. La Cornée sur La Brévine (Neuchâtel), 6. Bois de La Vaux — La Poetta Raisse (Vaud), 7. Forêt d'Orchamps-Vennes, canton de Lajoux (Département du Doubs, France).

5. *Sylviculture.* — Si la Sapinière à Prêle occupait toutes les stations d'où elle a été éliminée par les défrichements, de nombreux drainages difficiles seraient évités et le problème ardu du reboisement des prairies marécageuses ne se poserait pas! A notre avis, les sols à Pseudogley sont de vocation exclusivement forestière et c'est une grave erreur de les défricher!

Dans les peuplements les moins dégradés à notre connaissance, le sapin domine et c'est lui qui semble avoir le meilleur accroissement et la plus grande longévité. Le rôle du hêtre est moins important dans le Jura central que dans la région du Weissenstein; celui de l'épicéa, par contre, l'est davantage, mais l'accroissement de cette essence nous paraît plus faible que celui du sapin [29]. L'érable sycomore et le sorbier des oiseleurs font partie de l'association naturelle.

Ce type de forêt se régénère sporadiquement (nous sommes loin des fourrés de hêtre de l'Abieti-Fagetum!) et seulement sous le couvert des vieux arbres, sur la mousse. Dès que les peuplements sont ouverts ou que le sol est remué par le traînage du bois, les hautes herbes envahissent tout et étouffent les

[29] Nous n'avons pas fait de mesures d'accroissement.

semis. C'est pourquoi nous préconisons ici le jardinage par pieds isolés.

Localisation des relevés du tableau N° 10. Equiseto-Abietetum

No	Lieu	Pays Canton	Carte	Coordonnées
1	La Cornée. La Brévine	NE	1162	528100/201640
2	La Cornée. La Brévine	NE	1162	528100/201700
3	Combe des Sagnettes. Les Ponts-de-Martel	NE	1143	545950/206700
4	Combe des Sagnettes. Les Ponts-de-Martel	NE	1143	545820/206400
5	Orchamps-Vennes. Canton de Lajoux	France	—	—
6	Combe des Sagnettes. Les Ponts-de-Martel	NE	1143	545900/206600
7	La Cornée. La Brévine	NE	1162	527840/201500
8	La Cornée. La Brévine	NE	1162	527750/201640

VII. CONSIDÉRATIONS SUR LA LIMITE SUPÉRIEURE DE LA FORÊT ET L'ÉTAGE SUBALPIN DANS LE JURA

Dans la plus grande partie du Jura, la limite supérieure naturelle de la forêt n'est pas atteinte. Si les plus hauts sommets sont déboisés au-dessus de 1400 à 1500 m et semblent ainsi atteindre l'étage alpin, cela est dû avant tout à l'influence de l'homme. C'est pour mettre en évidence l'origine anthropogène des prairies culminales que Flahaut (1901) les a nommées «pseudo-alpines». Toutefois il existe dans le Jura de véritables pelouses alpines localisées dans certains refuges, notamment au bord des vires rocheuses et des arêtes battues par les vents violents: ici c'est l'orographie et le climat local qui s'opposent à la croissance des arbres. Moor (1957) l'a bien montré dans la région du Creux du Van où il relève la différence entre les pelouses alpines vraies [30] et les gazons pseudo-alpins [31].

Au fur et à mesure qu'on s'approche du Jura méridional (la Dôle, le Colomby de Gex, le Crêt de la Neige, le Reculet), les véritables pelouses alpines gagnent en étendue et s'enrichissent de nouvelles espèces alpines. Favarger (1958) pense que le sommet de la Dôle n'a jamais été entièrement le domaine de la forêt et l'on trouve au Crêt de la Neige et au Reculet notamment de très bons exemples de ces pelouses alpines.

Si le Crêt de la Neige est parsemé de groupes de pins de montagne sur ses deux versants et jusqu'au sommet, on ne peut pas en conclure pour autant que la limite de la forêt n'est pas atteinte, car ces arbres forment avec les gazons alpins une zone de combat au-dessus de la forêt véritable.

[30] Seslerio-Sempervirentetum et Laserpitio-Seslerietum.
[31] Sempervirenti-Festucetum.

Si nous interprétons la végétation culminale de ce sommet comme une zone de combat, c'est qu'elle ne paraît nullement due à une influence anthropogène (l'escarpement du Crêt de la Neige nous paraissant exclure une action décisive de l'homme et du bétail). Ce sont les conditions locales (effet culminal, lithosols), renforcées peut-être par le climat général, qui en sont responsables. Il se pourrait donc bien que la limite supérieure naturelle de la forêt soit dépassé par les plus hauts sommets du Jura genevois.

Il y a du reste dans tout le Jura des stations dont les conditions édaphiques ou microclimatiques extrêmes s'opposant à la croissance des arbres qui sont alors remplacés par des groupements primaires de hautes herbes ou par des pelouses naturelles. En voici quelques exemples pour l'étage montagnard supérieur:

Forêt	Groupement herbacé naturel de substitution	Station du groupement de substitution et facteurs décisifs
Aceri-Fagetum	Adenostylo-Cicerbitetum	Couloirs, cuvettes à gel à sol argileux, emposieux Longue période d'enneigement
Aceri-Fagetum Seslerio-Fagetum Lycopodio-Mugetum	Seslerio-Sempervirentetum	Crêtes, vires Vents violents
Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae	Stades à *Dryas* et *Tofieldia*. Salicetum retuso-reticulatae?	Eboulis ombragés. Longue période d'enneigement. Avalanches. Sol carbonaté brut
Lycopodio-Mugetum typicum	Potentillo-Hieracietum. Asplenio-Cystopteridetum	Parois de rochers
Lycopodio-Mugetum	Dryopteridetum Robertianae	Eboulis instables

A la question de savoir quel est le groupement forestier qui forme la limite supérieure de la forêt dans le Jura, Moor (1952) répond en affirmant que nulle part les groupements du Fagion (Aceri-Fagetum en particulier) ne sont remplacés par une association du Vaccinio-Piceion en station non spécialisée, même pas entre 1600 et 1700 m. Il estime par conséquent que le Haut-Jura n'atteint pas une altitude où le climat général seul déterminerait un étage des résineux.

Si nous sommes parfaitement d'accord avec cet auteur pour l'ensemble du Jura central et septentrional, nous pensons toutefois qu'il y a peut-être un cas-limite qui mérite d'être examiné de plus près, à savoir le Crêt de la

Neige. A une observation superficielle, ce sommet paraît boisé par une forêt climacique subalpine du Vaccinio-Piceion.

Nos observations personnelles dans le Jura genevois, bien que très incomplètes, nous permettent de nous représenter ce que fut la zone de transition entre la forêt et les pelouses culminales avant l'intervention de l'homme: au versant sud du Crêt de la Neige, la limite supérieure actuelle de la forêt correspond à la zone des alpages. Elle est donc en grande partie la conséquence des défrichements. Au-dessous de 1200 m environ, la forêt est assez bien constituée; c'est un Seslerio-Fagetum sur sol rocailleux très filtrant. Entre 1250 et 1400 m les clairières deviennent de plus en plus étendues et l'on aboutit à une mosaïque de forêt et de pelouses à *Laserpitium Siler* [32]. Vers 1500 m les arbres disparaissent et les pelouses à *Laserpitium* sont progressivement remplacées par une mosaïque de gazons alpins [33] et pseudo-alpins. Dans cette zone, l'absence totale d'arbres est la conséquence de l'activité pastorale, puisque les gazons pseudo-alpins se sont substitués à la forêt et que, plus haut, les arbres réapparaissent. A partir de 1600 m, le terrain devient très escarpé; les éboulis alternent avec les lapiaz et les crevasses. Les premiers témoins du Vaccinio-Piceion font leur apparition, d'abord sans arbres, puis avec le pin de montagne (*Rhododendron ferrugineum, Sorbus Chamaemespilus, Lycopodium annotinum et Selago, Empetrum hermaphroditum, Vaccinium Vitis-idaea,* même au versant sud!). Ils forment une mosaïque avec les éléments des pelouses alpines. Au versant nord par contre, la forêt a mieux conservé ses droits, sinon toute sa vitalité; l'Aceri-Fagetum arrive jusque vers 1500 m avec des enclaves d'Asplenio-Piceetum. Au-dessus, il ne reste plus que des rochers et des éboulis; les éléments du Fagion disparaissent; l'épicéa voisine avec le pin de montagne et finit par disparaître à son tour. Dès 1500 à 1600 m il ne subsiste plus que le complexe d'associations: Lycopodio--Mugetum (avec beaucoup d'*Empetrum hermaphroditum* et de *Rhododendron ferrugineum),* Seslerio-Sempervirentetum, Asplenio-Cystopteridetum et Potentillo-Hieracietum.

Il est vraiment frappant qu'à partir de 1500 (exceptionnellement 1600) m toute trace du Fagion disparaisse sur les deux versants à la fois et qu'au-dessus de cette altitude ce ne soit pas la forêt d'épicéas qui se substitue progressivement au Fagion, comme on pourrait s'y attendre, mais des bosquets de pins de montagne alternant avec des gazons alpins.

Une observation plus attentive nous permet de préciser quelque peu le déterminisme de cette végétation subalpine et alpine:

Il y a d'abord des raisons d'ordre écologique; à l'orographie si particulière de la région sommitale (lapiaz, blocs, éboulis, rochers) s'ajoute

[32] Laserpitio-Seslerietum Moor 1957.

[33] Sous-association à *Arctostaphylos Uva-ursi* et *Cotoneaster integerrima* du Seslerio-Sempervirentetum.

l'effet culminal (vents violents, grands écarts de température) pour exclure une association du Fagion, voire même l'Asplenio-Piceetum. Ces îlots d'arbres plus ou moins rabougris, en mosaïque avec des gazons alpins donnent l'impression d'une zone de combat entre l'arbre et le vent, d'un horizon de transition selon l'expression de FAVARGER (1958). Ce ne sont pas des groupements climaciques au sens de MOOR (1951).

Il y a peut-être aussi des raisons d'ordre historique; cette végétation sommitale paraît relique d'une époque froide. Le pin de montagne a peut-être survécu sur place à la dernière glaciation dans un refuge groupant de nombreuses espèces alpines dont plusieurs subsistent aujourd'hui encore (FAVARGER, 1960). Du reste, le comportement du Lycopodio-Mugetum confirme cette hypothèse; ce groupement fait preuve d'une plus grande force de concurrence au versant nord froid et humide où l'on trouve de nombreux stades pionniers tandis qu'au versant sud l'association ne subsiste que sur des lambeaux d'humus brut desséché qui semblent «rongés» sur leurs bords par l'intense rayonnement de chaleur émanant des lapiaz environnants.

Cela nous amène à nous poser la question suivante: y a-t-il un étage subalpin dans le Jura? Si l'on définit l'étage par un groupement climacique (déterminé par le climat général et des conditions édaphiques moyennes), on doit répondre négativement. En revanche, il existe incontestablement des îlots de végétation alpine et subalpine liés à des causes orographiques et microclimatiques très particulières. On ne peut toutefois s'empêcher de constater que le climat général lui-même influence cette zone de combat et qu'en certains points du Jura genevois la végétation subalpine devient peut-être subclimacique.

On nous accuserait à juste titre de byzantinisme si nous voulions distinguer lequel du climat général ou du climat local est le plus en cause dans la distribution de la végétation au point culminant du Jura. En tout état de cause, constatons simplement la présence de cette zone de combat formée d'une mosaïque d'arbres plus ou moins rabougris et résistants aux vents violents et de véritables gazons alpins. Il ne nous semble pas capital de savoir s'il pourrait exister, comme dans les Pyrénées orientales, un véritable étage subalpin avec pins de montagne à l'altitude où, au Crêt de la Neige, la zone de combat remplace l'Aceri-Fagetum. La cartographie de la végétation nous a révélé que des enclaves de végétation subalpine existent en quelques endroits du Jura à des altitudes où l'on pourrait rencontrer l'Aceri-Fagetum, voire même l'Abieti-Fagetum. Les limites assignées par la théorie aux groupements végétaux dépendent à tel point du climat régional et local, que chaque région représente un cas particulier. A la limite de deux étages, le climat local et les facteurs éda-

phiques acquièrent une importance accrue; ainsi par exemple, la présence en plein Jura central, à 1200 m d'altitude seulement, d'un peuplement d'épicéas et de pins de montagne nains sur sous-sol gelé presque toute l'année, avec *Empetrum nigrum, Salix retusa, Vaccinium uliginosum, Dryas octopetala, Cetraria islandica, Cladonia crispata,* etc. est aussi surprenante que celle de la Hêtraie à la Sainte-Baume. C'est une enclave de végétation subalpine isolée dans le domaine du Fagion.

VIII. CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE

Dans la seconde partie de notre mémoire, nous avons tout d'abord précisé la composition floristique des associations forestières acidophiles du Haut-Jura qui n'avaient jamai été étudiées dans leur ensemble. Disposant ainsi d'une bonne vue générale, nous avons pu répondre, partiellement du moins, aux questions que nous nous étions posées sur le déterminisme de la végétation (voir p. 9). Sur certains points nos résultats confirment ceux de nos prédécesseurs, mais sur d'autres, ils en diffèrent sensiblement. C'est pourquoi nous pensons que le moment et venu de soumettre à la critique les différentes opinions.

A. — Dans une récente étude, Lüdi (1953) pense que, sous l'action du climat humide du Haut-Jura, le climax du sol est représenté soit par un sol acide à humus brut (voir aussi Braun-Blanquet, 1937) soit par un Podzol lorsqu'il y a beaucoup de terre fine dans le profil. Au contraire, Bach (1950), Moor (1952, 1954) et Schwarz (1955) ont montré que tous les sols carbonatés à humus brut du Jura correspondaient à des associations spécialisées et qu'un étage climacique de l'épicéa n'existait pas. Nos observations confirment le point de vue de ces derniers auteurs quant au premier point soulevé par Lüdi. Quant au second, nous avons montré pour la première fois qu'il existait des Podzols sur marnes calcaires dans le Jura (voir p. 116). Or ces Podzols ne correspondent jamais à des associations climaciques; il faut en effet que des conditions très spéciales soient réalisées pour qu'un Podzol puisse se développer dans le Jura: non seulement un climat très humide et froid et un terrain plat, mais surtout une roche mère marneuse relativement pauvre en carbonate de Calcium et un sol plus ou moins gorgé d'eau et recouvert de forêt. C'est le cas du Sphagno-Piceetum. Dès que la roche mère contient davantage de carbonates, le Podzol est remplacé par une terre brune qui, même si elle est profondément décarbonatée, correspond à un groupement climacique du Fagion. Nous l'avons constaté en particulier avec le professeur Duchaufour à la forêt des Ecorces (voir p. 143). Remarquons en passant

qu'un Podzol représente un milieu beaucoup trop pauvre au point de vue chimique pour servir de substrat à une association du Fagion: nos avons vu à la p. 115 que la zone principale d'enracinement était concentrée dans l'humus brut et que l'horizon A_2 ne contenait pratiquement que des grains de quartz.

Si la Pessière représentait vraiment le groupement climacique du Haut-Jura, on devrait pouvoir observer une évolution des sols, depuis le type carbonaté humique, à travers des terres brunes plus ou moins décalcifiées jusqu'au Podzol, sans que rien ne change sinon le climat général. Or en fait, les seuls Podzols que nous avons observés se trouvent sur une roche mère marneuse pauvre en $CaCO_3$ (stations du Sphagno-Piceetum) alors qu'à très peu de distance et soumises au même climat, se rencontrent, sur calcaires durs riches en $CaCO_3$, des terres brunes rendzinoïdes profondément décarbonatées abritant un groupement du Fagion (Abieti-Fagetum petasitetosum). Il saute aux yeux que nous sommes en présence de deux milieux différents: au Podzol correspond une association spécialisée, au sol brun un groupement climacique.

Quant aux Pessières sur humus brut acide dont Lüdi (op. cit.) donne des exemples (vallée de Joux, Dôle) et que ce savant considère comme climaciques dans le Jura, nous croyons avoir démontré (chap. 1 et 2 de la deuxième partie) qu'elles ne végètent qu'à la faveur de conditions édaphiques (gros blocs, lapiaz durs, calcaires compacts non altérés) ou microclimatiques (exposition nord, faible durée d'insolation) très spéciales. D'où leur situation en enclaves dans la végétation du Fagion. Ici non plus le sol ne subit pas une lente maturation sous l'influence prépondérante du climat. Mais on passe, sous l'influence de causes purement locales, d'un lithosol calcaire nu à un lithosol recouvert d'une épaisse couche d'humus brut. Nous reconnaissons cependant (voir p. 138, 139, troisième partie) que sur certaines croupes ou plateaux du Haut-Jura, la végétation du Vaccinio-Piceion et celle du Fagion sont intriquées de sorte que leur distribution en mosaïque n'apparaît pas au premier abord et qu'on serait tenté d'attribuer la surface entière du peuplement à la Pessière ou à un groupement intermédiaire.

B. — La lecture de l'étude de Schwarz (1955) nous a suggéré d'approfondir certains points soulevés par l'auteur. Celui-ci reconnaît qu'il a basé ses conclusions sur un nombre restreint de relevés de végétation, mais «qu'un plus grand nombre de relevés aurait tout au plus fait apparaître d'autres stades de succession, mais aucun point de vue nouveau en contradiction avec la classification des forêts d'épicéas du Jura». Malgré les difficultés de repérage de stations disséminées dans le terrain, grâce à nos occupations professionnelles, nous avons pu procéder à un nombre suffisant de relevés précis qui ont fait apparaître certains points de vue différents

de ceux de SCHWARZ. Cet auteur (op. cit.) démontre que les forêts primaires d'épicéas [34] du Jura font partie d'une série évolutive aboutissant à la forêt mélangée de hêtres, sapins et épicéas (notre Abieti-Fagetum). Or, ces conclusions ne correspondent pas à celles de MOOR (1954, 1957) qui voit dans ces différents groupements des indicateurs de milieux différents. Il nous a donc semblé important de rechercher si, oui ou non, une succession était possible.

Nous avons pu préciser la composition floristique et le déterminisme des forêts primaires de résineux du Jura, en particulier des peuplements d'épicéas ou de pins de montagne nains dont SCHWARZ estime qu'ils font partie d'une série évolutive aboutissant à la forêt mélangée de hêtres, sapins et épicéas, en passant par la Pessière à Airelle et à Myrtille, mais dont MOOR (1954, 1957) pense qu'ils sont des indicateurs de milieux trop différents pour qu'une évolution soit possible de l'un vers l'autre. Ce dernier (1957, p. 34) reconnaît que le groupement qu'il nomme provisoirement «Tofieldio-Piceetum» représente peut-être une mosaïque d'associations différentes. Nous avons donc pensé qu'il serait utile, pour connaître les unités composant cette mosaïque, d'avoir une vue d'ensemble plus étendue sur ces stations d'arbres nains et de les étudier particulièrement dans le Jura genevois où ils ont leur optimum. Ceci nous a amené à décrire un groupement du Vaccinio-Piceion à *Pinus Mugo* rabougri (Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae) avec d'excellentes espèces caractéristiques dont les peuplements d'épicéas nains du Jura central ne représentent qu'un faciès appauvri. Après avoir décrit l'association, nous avons jugé nécessaire de compléter notre étude par des mesures de températures du sol (voir p. 99).

Toutes nos observations sur le terrain tendent à montrer que chacun de ces groupements est un stade final en soi. Chacun d'eux représente, si l'on veut, l'aboutissement d'une série évolutive indépendante. Voici les raisons pour lesquelles une tendance évolutive dans le sens de SCHWARZ nous semble absolument exclue:

1. Bien que la roche mère des peuplements d'épicéas nains offre beaucoup d'analogie avec celle de l'Asplenio-Piceetum, nous avons montré (p. 110) que le microclimat était différent. Aussi longtemps que le sous-sol restera aussi froid et humide, les arbres resteront nains! Il faudrait un réchauffement général du climat pour qu'une telle évolution soit possible.

2. La forêt d'épicéas sur blocs (Asplenio-Piceetum) ne peut pas non plus évoluer vers un Abieti- ou un Aceri-Fagetum pour la simple raison qu'un lithosol presque sans terre minérale et surmonté d'humus brut ne peut pas se métamorphoser en véritable sol carbonaté humique.

---

[34] Y compris les peuplements d'épicéas nains.

C. — Braun-Blanquet, Pallmann et Bach (1954) ont montré dans les Alpes qu'à l'étage subalpin, sous l'influence du climat général, la même association climacique colonisait des sols aussi différents qu'un Podzol et un sol carbonaté humique «dégradé», car la couche isolante d'humus brut qui surmonte les deux sols suffit à isoler la végétation de la roche mère. Au point de vue physiologique, il s'agit de sols analogues. Dans le Jura, nous avons montré qu'il peut y avoir convergence presque parfaite entre Asplenio-Piceetum et Sphagno-Piceetum (voir p. 114), d'autre part entre Lycopodio-Mugetum et Sphagno-Mugetum tant la couverture d'humus brut est épaisse. Toutefois, la convergence n'est pas suffisante pour que les stades finaux de séries différentes puissent se confondre.

D. — L'étude de la genèse des sols et de la végétation dans les Alpes nous a suggéré les réflexions suivantes: Pallmann et Hafter (1933) remarquent que les sols carbonatés humiques alpins correspondent à des sols carbonatés humiques dégradés. Du fait des conditions climatiques de l'étage alpin (ou subalpin, dans notre cas), ceux-ci croissent en hauteur par simple accumulation d'humus brut contrairement aux sols de l'étage montagnard qui se développent en profondeur par une altération chimique et mécanique de la roche mère. Les sols de l'Asplenio-Piceetum et surtout ceux du Lycopodio-Mugetum (blocs sans terre minérale et recouverts d'humus brut) n'ont rien de «dégradé» [35]; au contraire, ils sont à peine ébauchés et ce sont plutôt des lithosols dont la roche mère, très dure, n'est que peu ou pas altérée. Comme nous l'avons observé près du sommet du Crêt de la Neige, le cas extrême est représenté par une dalle lisse de calcaire compact sur laquelle s'est développé, sous l'effet du climat froid et humide, un épais tapis isolant de mousses et d'humus brut très acide servant de substrat aux pins et aux éricacées du Lycopodio-Mugetum qui n'ont plus aucun contact avec la roche mère. Le substrat physiologique n'est plus formé par la roche mère en décomposition, mais par le tapis d'humus brut qui la surmonte. Nous proposons donc de parler ici de lithosols avec couverture d'humus brut et de conserver le terme de sols pour les substrats plus ou moins riches en terre minérale et formés par le produit de l'altération de la roche mère.

E. — Avec Moor nous pensons que ce sont les associations du Fagion qui forment la limite supérieure naturelle de la forêt dans le Jura. Toute-

[35] Le terme de dégradation suggère une maladie du sol sous l'influence d'une modification brutale de la couverture végétale. Dans notre cas il vaudrait mieux parler d'acidification. L'éboulis formant le sous-sol du Lycopodio-Mugetum ou de l'Asplenio-Piceetum serait effectivement dégradé s'il était privé de sa couverture protectrice d'humus.

fois dans le Jura genevois les surfaces situées au-dessus de cette limite et portant une mosaïque de Pineraie à Lycopode et de vrais gazons alpins sont si étendues que nous nous sommes demandé s'il existait là un étage subalpin de pins de montagne. Or, étant donné que les stations de cette zone de combat entre l'arbre et le vent sont si spéciales et qu'elles existent ailleurs dans le Jura en mosaïque avec la végétation du Fagion et à une altitude bien inférieure, nous avons préféré parler d'enclaves de végétation alpine et subalpine plutôt que de véritables étages.

F. — Enfin, si nous considérons les forêts primaires d'épicéas et de pins de montagne du Jura dans l'optique du forestier, nous constaterons qu'elles jouent un rôle bien modeste! Les stations jurassiennes du Vaccinio-Piceion présentent des conditions écologiques trop extrêmes pour permettre le développement optimum de l'épicéa ou du pin de montagne: un lithosol à humus brut, un marais bombé ou un Podzol à Pseudogley sont des milieu trop défavorables à la végétation pour que le forestier en escompte un rendement. Seules certaines stations situées dans la zone de contact avec les forêts du Fagion, dans des conditions moins extrêmes, méritent d'être incluses dans le circuit des exploitations forestières. Nous avons signalé ailleurs (Richard, 1956) comment nous préconisions la propagation de l'épicéa par la voie naturelle dans les milieux dont les conditions rappellent une Pessière primaire tout en étant d'une productivité supérieure.

Si les forêts que nous avons analysées en seconde partie n'offrent guère d'intérêt immédiat pour leur propriétaire, elles jouent par contre un rôle protecteur de tout premier plan contre le phénomène karstique d'infiltration et d'érosion. D'autre part, certaines d'entre elles abritent des espèces rares. Ces raisons suffisent à les faire respecter!

TROISIÈME PARTIE

Influence de la roche mère, du relief et du climat local sur la répartition de quelques associations forestières naturelles du Jura

Comme Moor (1947, 1952, 1954, 1957) et d'autres auteurs l'ont suffisamment démontré, la répartition des associations climaciques dépend avant tout du climat général, tandis que c'est le climat local et les facteurs édaphiques qui déterminent la localisation des associations spécialisées [1].

Toutefois, à l'étage des forêts feuillues du Jura, la composition pétrographique spéciale de certains sols est à l'origine d'une végétation acidophile, différente de celles qui, pour nos prédécesseurs, représentaient exclusivement le climax. Nous avons vu (p. 65) que sur les moraines riches en éléments siliceux, le Melampyro-Fagetum se substituait au Carici-Fagetum [2]. Ainsi, au versant SE de la Montagne de Boudry (sur Bevaix) où la roche en place calcaire est recouverte d'une moraine de ce type jusque vers 900 m d'altitude, le Melampyro-Fagetum et le Luzulo-Fagetum se succèdent, tandis qu'au bas du versant SE de Chaumont (sur Saint-Blaise) où la roche en place est recouverte d'une moraine riche en éléments calcaires, nous avons le Carici-Fagetum caricetosum montanae.

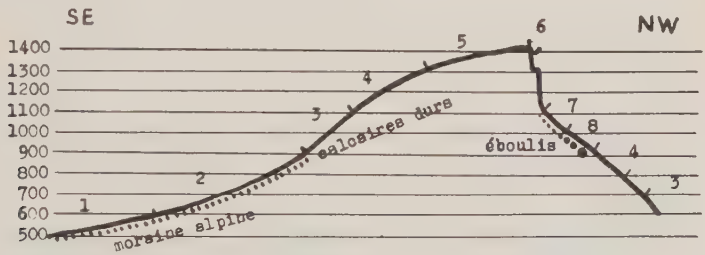


Fig. 29. Montagne de Boudry s/Bevaix (Neuchâtel)

1. Hêtraie à Melampyre (Melampyro-Fagetum)
2. Hêtraie à Luzules (Luzulo-Fagetum)
3. Hêtraie (Fagetum silvaticae)
4. Hêtraie à Sapin (Abieti-Fagetum)
5. Hêtraie à Erable (Aceri-Fagetum)
6. Pineraie à Lycopode (Lycopodio-Mugetum)
7. Erablaie à Scolopendre (Phylliti-Aceretum)
8. Pessière à Asplenium (Asplenio-Piceetum)

---

[1] Association spécialisée = Climax édaphique = Dauergesellschaft.

[2] Melampyro-Fagetum et Carici-Fagetum font partie du même groupe de climax dans le sens de Tüxen et Diemont (1937).

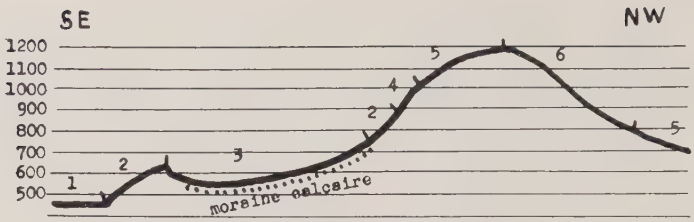


Fig. 30. Chaumont s/Saint Blaise

1. Chênaie à Charme (Querco-Carpinetum)
2. Chênaie buissonnante (Lithospermo-Quercetum)
3. Hêtraie à Laiches (Carici-Fagetum)
4. Hêtraie à Seslérie (Seslerio-Fagetum)
5. Hêtraie (Fagetum silvaticae)
6. Hêtraie à Sapin (Abieti-Fagetum)

Dans le domaine du Quercion pubescenti-petraeae, nous avons aussi observé des îlots de végétation acidophile (Lathyro-Quercetum) en mosaïque avec le Lithospermo-Quercetum basiphile. L'étude pédologique montre ici également que le Lathyro-Quercetum est lié aux lentilles de moraine alpine, tandis que le Lithospermo-Quercetum végète sur la roche en place calcaire.

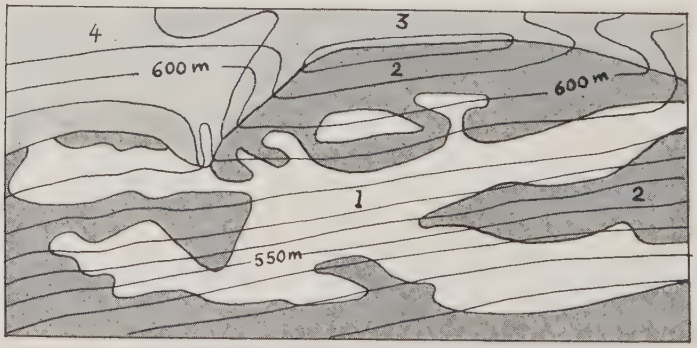


Fig. 31. Le Bois de l'Hôpital s/Neuchâtel
Répartition en mosaïque du
env. 1 : 9000

Lathyro-Quercetum (1)
Lithospermo-Quercetum (2)
Carici-Fagetum (3)
Melampyro-Fagetum (4)

Partout où nous avons pu l'observer dans le Jura, ce sont des facteurs édaphiques (parfois combinés avec des facteurs microclimatiques) qui règlent la distribution du Fagion et du Vaccinio-Piceion. Toutefois dans le

Haut-Jura genevois (Crêt de la Neige), nous pensons que le Lycopodio-Mugetum, déterminé en partie par l'effet culminal, est subclimacique.

A sa limite inférieure, au versant S de l'étage montagnard en particulier, l'Asplenio-Piceetum [3] n'occupe, dans le domaine du Fagion, que des surfaces si exiguës qu'elles passent inaperçues de celui qui n'est pas entraîné à les chercher: il ne s'agit parfois que de quelques épicéas isolés croissant sur les plus gros blocs couronnant le bas d'un éboulis.

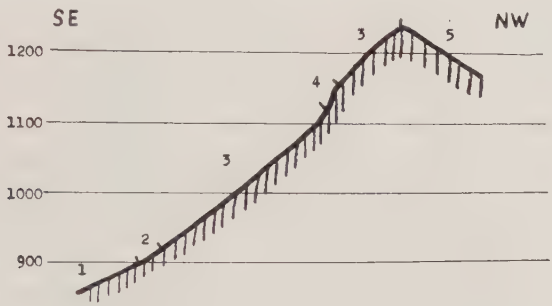


Fig. 32. Gorges de l'Areuse (Neuchâtel)
Pré-Punel - Les Chaumes

1. Hêtraie à Laiches (Carici-Fagetum)
2. Pessière à Asplenium (Asplenio-Piceetum caricetosum digitatae)
3. Hêtraie à Seslérie (Seslerio-Fagetum anthericetosum)
4. Pineraie à Daphné des Alpes et Sesléraie à Sermontin (Daphno-Pinetum et Laserpitio-Seslerietum)
5. Hêtraie à Sapin (Abieti-Fagetum)

Plus le climat devient froid et humide, plus ces surfaces s'étendent. Ainsi, dans la même région, mais au versant nord (Côtes de Champ du Moulin, Creux du Van), les surfaces d'Asplenio-Piceetum sont beaucoup plus étendues et moins strictement liées aux gros blocs. C'est la station classique de l'association (Moor, 1954, 1957; Richard, 1956; Schwarz, 1957).

Dans les régions accidentées, la limite entre la végétation du Fagion et celle du Vaccinio-Piceion est facile à déceler (Creux du Van). Mais sur les vastes croupes ou plateaux du Haut-Jura central (Risoux, Cornées des Verrières et des Bayards), où, grâce au climat très frais, l'Asplenio-Piceetum devient subclimacique [4], la délimitation devient plus délicate. Au premier abord, on pourrait croire qu'il existe une véritable association intermédiaire. Mais lorsqu'on observe les choses en détail, en particulier

[3] Sous-association caricetosum digitatae.
[4] Donc moins strictement spécialisé.

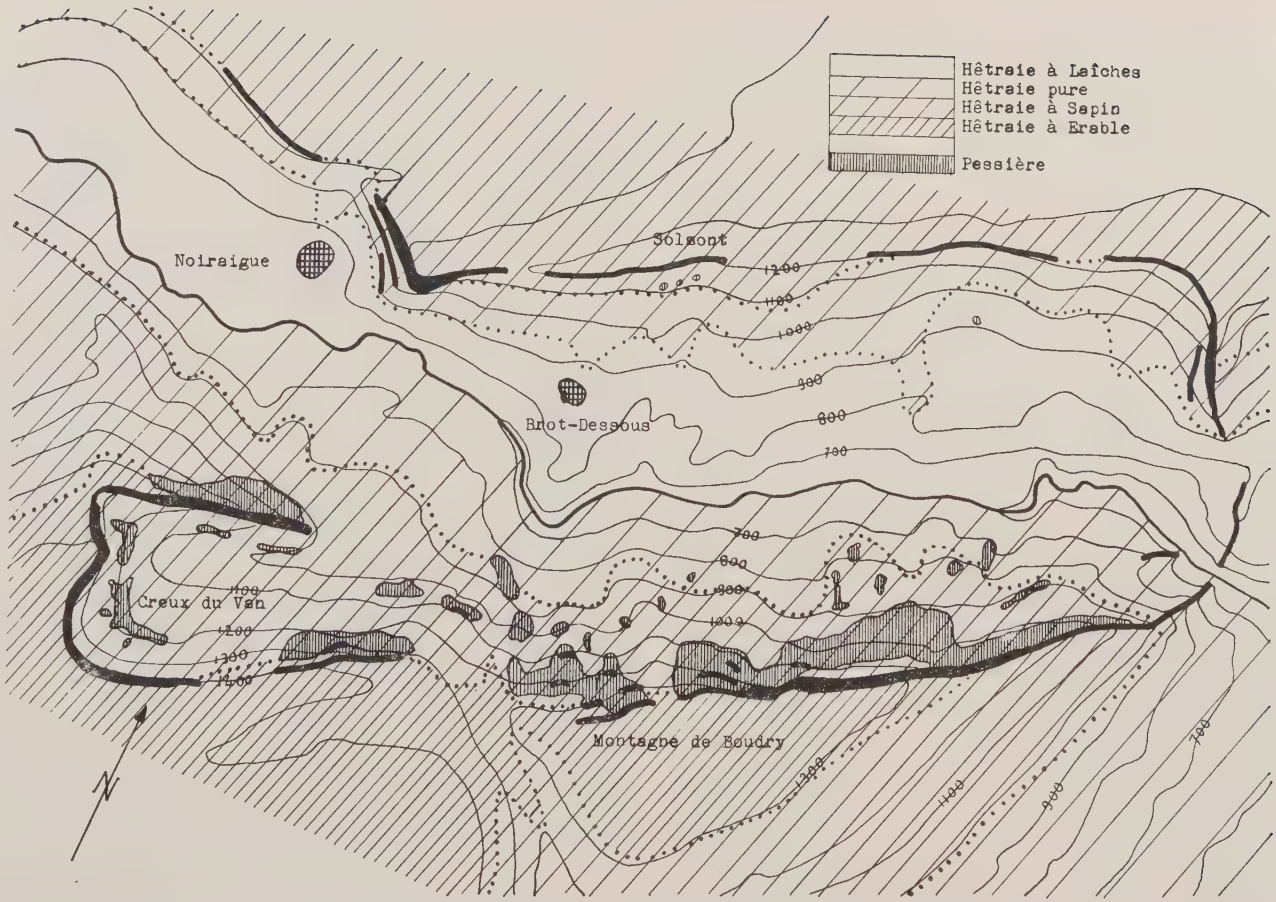


Fig. 33. Répartition de *l'Asplenio-Piceetum* dans la région du Creux du Van et des gorges de l'Areuse.
Remarquer la concentration au dessous des bancs rocheux et au versant nord en général.

avec les yeux du pédologue, on s'aperçoit bientôt qu'il s'agit d'une mosaïque de très petites surfaces, sur des terrains où les blocs alternent avec des graviers et des cuvettes argileuses. Il arrive que, sur une surface de quelques m², on puisse distinguer des éléments de l'Adenostylion (au fond d'une faille remplie de terre fine), du Vaccinio-Piceion (sur un bloc, autour de la base d'un fût d'épicéa) et du Fagion (dans une partie graveleuse). Il est indéniable que, dans de telles conditions, le mode de culture en futaie jardinée combiné avec le dégagement systématique de l'épicéa aux dépens du hêtre, favorise l'accumulation d'humus brut et de mousses en agrandissant les surfaces favorables aux espèces du Vaccinio-Piceion. Nous donnerons tout à l'heure un autre exemple très démonstratif de cette distribution en mosaïque.

Les hautes vallées du Jura central forment parfois de véritables «trous à gel». Ainsi, dans la forêt domaniale du Risoux (Les Rousses, Jura français), on peut observer que l'Asplenio-Piceetum est relégué au fond des combes, tandis que l'Abieti-Fagetum colonise les pentes et les stations élevées. Cependant il faut dire que le climat local n'est pas seul en jeu: il s'agit partout d'une roche mère excessivement dure formant peu de terre minérale, parfois même d'un lapiaz profondément fissuré qui est précisément localisé au fond des cuvettes [5]. Il ne nous est donc pas possible de préciser quelle est la part du climat local et celle du sol dans cette répartition.

Fig. 34. Forêt du Risoux s/Les Rousses. France, 1200 m

Cuvette à gel avec lapiaz. Un Asplenio-Piceetum très peu productif est localisé dans les bas-fonds, alors que les pentes et les hauteurs sont le domaine de l'Abieti-Fagetum.

Un autre cas intéressant est celui que nous avons rencontré à la forêt de La Frasse (ou du Massacre) dans le Jura français. Il s'agit d'un terrain faiblement mamelonné, à 1350 m d'altitude, avec alternance de cuvettes argileuses où la neige persiste très tard au printemps et de bosses rocheuses

[5] Voir aussi Sèche des Amburnex, Sèche de Gimel, dans le Jura vaudois.

de calcaire dur (lapiaz, blocs) d'autre part. On trouve sur ces plateaux, dans le domaine climacique de l'Aceri-Fagetum, une superbe «forêt-parc» [6] d'épicéas isolés à houppier en forme de fuseau. En analysant cette station de plus près, on voit qu'il s'agit d'une mosaïque: les épicéas sont localisés sur les blocs qui émergent des cuvettes, qui sont elles-mêmes le domaine d'une association primaire de hautes herbes (mégaphorbiée) ou Adenostylo-Cicerbitetum.

Outre l'épicéa, l'humus brut recouvrant les blocs héberge *Rosa pendulina, Lonicera nigra, Vaccinium Myrtillus, Vaccinium Vitis-idaea, Listera cordata, Hylocomium umbratum, Ptilium crista-castrensis, Pleurozium Schreberi,* tandis que ce n'est qu'au fond des cuvettes, sur la terre argileuse et profonde, qu'on trouvera *Cicerbita alpina, Adenostyles Alliariae, Streptopus amplexifolius, Epilobium alpestre, Chaerophyllum hirsutum* [7], *Tozzia alpina, Athyrium Filix-femina, Chrysosplenium alternifolium,* etc.

La régénération de l'épicéa pose au forestier un problème ardu: ces arbres deviennent extrêmement vieux et occupent les seules stations qui pourraient se prêter au semis, c'est-à-dire les îlots d'humus brut. Nous pensons qu'ils se régénéreront sporadiquement sur les souches, au fur et à mesure que celles-ci seront suffisamment pourries pour servir de lit de germination, mais en aucun cas au fond des cuvettes: tenter de régénérer l'épicéa dans la mégaphorbiée est une gageure; les semis seront inévitablement étouffés par des herbes qui atteignent en quelques semaines 1,50 m de hauteur et recouvrent le sol à plus de 100 %.

Fig. 35. Forêt de la Frasse (ou du Massacre) s/La Cure, France, 1350 m

1. Aceri-Fagetum
2. Adenostylo-Cicerbitetum
3. Asplenio-Piceetum

Le profil suivant a pour but d'illustrer le complexe de station de la Pineraie à Lycopode. En l'occurrence, il ne s'agit pas d'une véritable forêt,

---

[6] Selon l'expression de Lachaussée.
[7] ssp. cicutaria.

mais de bosquets plus ou moins étendus, en mosaïque avec des pelouses, des rochers et des éboulis.

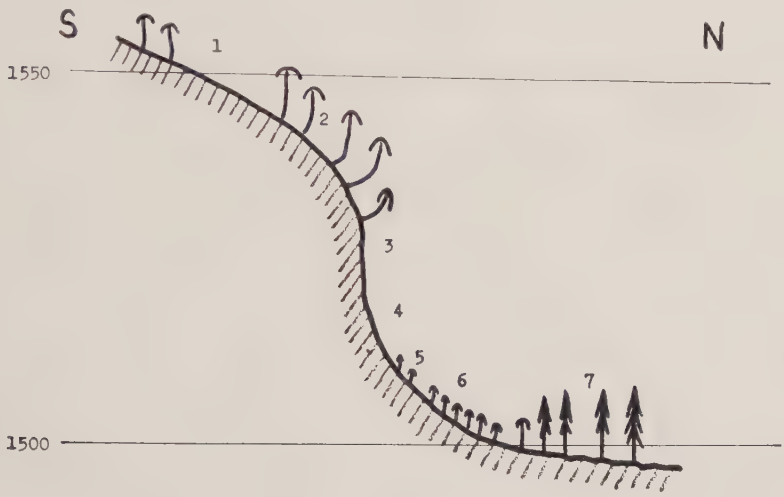


Fig. 36. Le Crêt de la Neige (Département de l'Ain, France)

1. Mosaïque: Pineraie à Lycopode/gazons alpins (Lycopodio-Mugetum/Seslerio-Sempervirentetum)
2. Pineraie à Lycopode (Lycopodio-Mugetum typicum)
3. Associations des fissures de rochers calcaires (Potentillo-Hieracietum, Asplenio-Cystopteridetum)
4. Associations des éboulis instables (Thlaspeion rotundifolii)
5. Stades pionniers de la Pineraie à Lycopode. Arbres nains, sous-sol froid!
6. Pineraie à Lycopode. Arbres nains, sous-sol froid! (Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae)
7. Pessière à Asplenium (Asplenio-Piceetum)

Voici, en guise de récapitulation, un profil réel groupant la plupart des associations naturelles du Haut-Jura sur calcaires durs et permettant de se faire une idée de leurs affinités écologiques. (Fig. 37 p. 142.)

Envisageons pour finir les groupements forestiers des sols marneux ou tourbeux.

Comme associations spécialisées des sols gorgés d'eau de l'étage montagnard, le Sphagno-Piceetum et l'Equiseto-Abietetum sont fréquemment en contact. Ainsi que Kuoch (1954) le relève déjà, la différence entre ces deux milieux réside avant tout dans le régime hydrique: lorsque l'eau du sol peut s'écouler et se renouveler, elle contient davantage d'oxygène et, par conséquent, accélère le processus d'oxydation et de décomposition de l'humus d'une part, l'activité biologique d'autre part. C'est ce qui se pro-

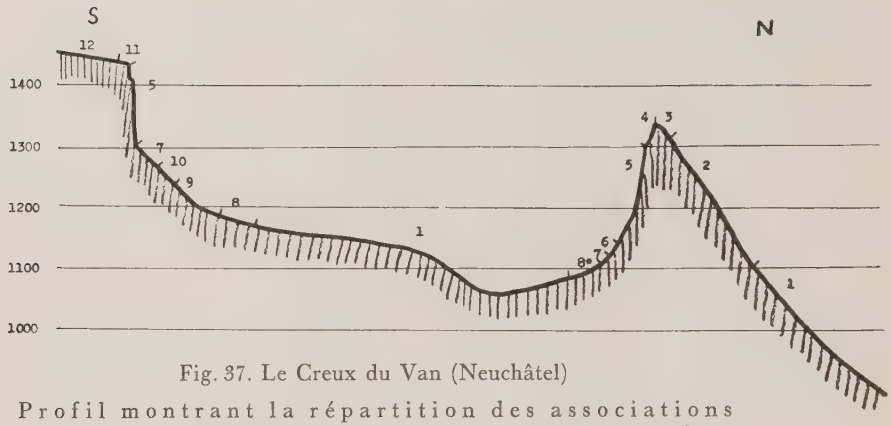


Fig. 37. Le Creux du Van (Neuchâtel)

Profil montrant la répartition des associations végétables du Haut-Jura par rapport à la configuration du terrain (p. p. d'après Moor 1957)

1. Hêtraie à Sapin (Abieti-Fagetum)
2. Mosaïque: Hêtraie à Sapin et Pessière (Abieti-Fagetum/Asplenio-Piceetum)
3. Pineraie à Lycopode (Lycopodio-Mugetum typicum)
4. Pineraie à Daphné des Alpes (Daphno-Pinetum)
5. Ass. des fissures de rochers calcaires et pelouses à *Laserpitium Siler* (Potentillo-Hieracietum et Laserpitio-Seslerietum)
6. Forêt mixte à Tilleul et Erablaie à Alisier (Aceri-Tilietum et Sorbo-Aceretum)
7. Ass. des éboulis mouvants (Erysimo-Kentranthetum)
8. Pessière à Asplenium sur blocs (Asplenio-Piceetum). 8* Sous-ass. à *Carex digitata*
9. Epicéas nains (Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae)
10. Erablaie à Scolopendre (Phylliti-Aceretum)
11. Gazons alpins (Seslerio-Sempervirentetum)
12. Gazons pseudo-alpins (Sempervirenti-Festucetum)

duit sur les pentes (pente moyenne des stations analysées de l'Equiseto-Abietetum: 24 %). Au contraire, lorsque l'eau est stagnante, elle contient peu d'oxygène, l'oxydation de l'humus est ralentie [8] et il se forme une couche de Mor acide. C'est le cas du Sphagno-Piceetum qui est localisé sur les plateaux (pente moyenne des stations analysées de la sous-association à *Blechnum Spicant:* 8 %). Le profil ci-dessous montre bien que le Sphagno-Piceetum est localisé sur les terrains plats, mal drainés, où la tourbe peut se développer, tandis que l'Equiseto-Abietetum occupe les pentes où il n'y a pas de tourbe.

La zone de contact entre Fagion et Vaccinio-Piceion n'est pas toujours facile à distinguer, en particulier lorsque la forêt fut soumise au parcours du bétail. Le cas de la forêt des Ecorces sur Charquemont (Département du Doubs, France) est particulièrement instructif à ce point de vue. Il nous

[8] F. Richard, in litteris.

montre que la collaboration du pédologue peut avoir une influence décisive sur l'interprétation des faits. Il s'agit en l'occurrence d'un vaste peuplement régulier de vieux épicéas occupant, à 850 m d'altitude, le fond plat d'une large cuvette où le froid s'accumule. Il subsiste des hêtres, des sapins

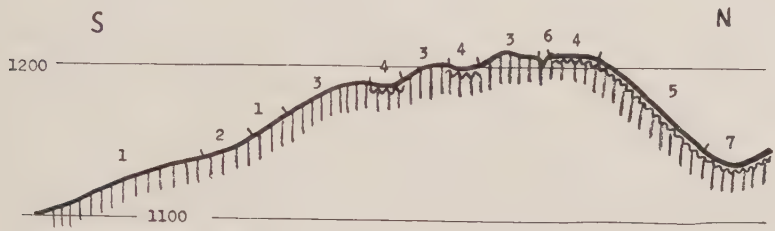


Fig. 38. Le Bois du Veau s/La Brévine

1. Mosaïque: Hêtraie à Sapin et Pessière (Abieti-Fagetum/Asplenio-Piceetum)
2. Pessière à Asplénium sur lapiaz (Asplenio-Piceetum)
3. Hêtraie à Sapin (Abieti-Fagetum)
4. Pessière à Sphaignes (Sphagno-Piceetum)
5. Sapinière à Prêle (Equiseto-Abietetum)
6. Mégaphorbiée (Adenostylo-Cicerbitetum)
7. Prairie marécageuse (Chaerophyllo-Ranunculetum)

〰 Marnes argoviennes et séquaniennes

blancs et des érables sycomores isolés. Le sorbier des oiseleurs et le chèvrefeuille noir sont très abondants. La végétation herbacée est composée d'un curieux mélange d'espèces à écologie différente: *Athyrium Filix-femina, Dryopteris austriaca ssp. dilatata, Dryopteris Phegopteris, Senecio Fuchsii, Petasites albus, Prenanthes purpurea* voisinent avec *Blechnum Spicant, Vaccinium Myrtillus, Lycopodium annotinum* et *Lycopodium Selago*. Or, en analysant de plus près la végétation, on trouve des îlots de véritable Vaccinio-Piceion, plus pauvres en espèces herbacées, sans hautes herbes et plus riches en mousses, avec *Polytrichum commune* et *Sphagnum acutifolium* [9]. Quelques sondages pédologiques dans cette forêt ont confirmé qu'il s'agissait bien de deux milieux différents, déterminés par deux roches mères différentes [10]:

1. une terre brune à Moder, argileuse, profonde et lessivée, avec quelques traces de Gley, sur roche mère relativement filtrante. C'est le sol d'un Abieti-Fagetum petasitetosum (calcaires durs), comme on peut le trouver en forêt des Joux (Neuchâtel);

---

[9] Ces deux mousses ne se trouvent pas en commun avec les hautes herbes.

[10] Nous sommes particulièrement reconnaissants à M. le Professeur Duchaufour de nous avoir aidé à éclaircir ce problème au cours d'une excursion.

2. un podzol sur Stagnogley [11] avec 10 à 20 cm de Mor acide, un horizon cendreux surmontant un horizon glaiseux fortement gleyifié, reposant lui-même sur roche mère marneuse et imperméable. C'est le sol typique du Sphagno-Piceetum blechnetosum.

Il est certain que toute cette forêt des Ecorces fut soumise au parcours du bétail qui provoqua une forte diminution du sapin blanc et des feuillus dans les surfaces qui faisaient partie du Fagion (sols bruns), tandis qu'il ne modifiait guère l'aspect des surfaces appartenant au Vaccinio-Piceion (Podzols). Depuis la mise en défens, nous pensons que le sapin et les feuillus ne sont en progression marquée que dans les surfaces appartenant au Fagion. Nous pensons que la mise en défens de cette forêt dont le sol profond et sans squelette fut préalablement tassé par le bétail, a permis un ensemencement massif de l'épicéa (qui est spontané dans tout le Haut-Jura), puis une infiltration, sur le Moder acide créé par la fane d'épicéa, d'espèces acidophiles comme les Myrtillers, le Blechnum et les Lycopodes. Un podzol à humus brut représente un milieu trop défavorable pour les hautes herbes et les espèces du Fagion, car celles-ci sont exigeantes quant aux sels minéraux et à l'azote. Au contraire, les espèces acidophiles peu exigeantes du Vaccinio-Piceion peuvent se disséminer en station de Fagion, pour autant que la surface du sol soit recouverte de fane d'épicéa et de mousses. En climat local très froid, comme c'est le cas en forêt des Ecorces, il est imaginable qu'une association secondaire imitant le Vaccinio-Piceion, puisse se substituer localement et temporairement au Fagion, à l'abri d'une vieille forêt secondaire très dense d'épicéas. Cette évolution n'affecte que les quelques cm supérieurs du sol, comme les sondages l'ont montré.

Aucun groupement, aussi spécialisé soit-il, n'est indépendant du climat général. Il est donc évident que plus le climat devient frais, plus les surfaces du Vaccinio-Piceion (qui devient subclimacique) tendent à s'agrandir.

---

[11] Voir profil de sol, Fig. 26, p. 115.

Résumé des principaux résultats

Le présent travail contribue à faire connaître la végétation du Jura au double point de vue de la phytosociologie et de l'écologie. Il en découle des conséquences pratiques pour la sylviculture. Enfin nous avons déduit de nos recherches des réflexions d'un ordre plus général.

I. PHYTOSOCIOLOGIE

Notre étude des associations forestières acidophiles du Jura a été facilitée par l'existence de nombreux travaux récents [12]. Si plusieurs des groupements que nous présentons ici avaient déjà été brièvement signalés ou sommairement décrits dans le Jura, la plupart d'entre eux n'avait fait l'objet d'aucune étude précise suivant la méthode zuricho-montpellieraine. Par souci de ne point compliquer sans raison sérieuse la nomenclature phytosociologique, nous avons évité le plus possible d'introduire de nouvelles dénominations et nous nous sommes efforcé d'indiquer, à propos de chaque unité de végétation déjà connue ailleurs, les caractères particuliers qu'elle affectait dans le Jura. Nous donnons pour la première fois une description complète, avec tableau de végétation, des groupements suivants dans le Jura:

1. Melampyro-Fagetum
2. Luzulo-Fagetum
3. La sous-association acidophile à *Carex montana* du Carici-Fagetum
4. Lathyro-Quercetum (deux sous-associations)
5. La sous-association à *Carex digitata* de l'Asplenio-Piceetum
6. Lycopodio-Mugetum (deux sous-associations)
7. Sphagno-Mugetum
8. La sous-association à *Hylocomium* de l'Equiseto-Abietetum

L'étude d'un nombre relativement élevé de peuplements nous a permis d'assigner à chaque groupement des espèces caractéristiques ou différentielles ainsi qu'il apparaît dans le tableau général ci-après:

---

[12] Bibliographie citée dans le texte.

Groupement	Espèces caractéristiques d'association	Espèces différentielles d'association	Espèces différentielles de sous-association
Melampyro-Fagetum		*Quercus petraea* *Festuca heterophylla* *Melampyrum pratense* *Carex montana* *Luzula Forsteri* *Pteridium aquilinum* *Hieracium sabaudum*	
Luzulo-Fagetum		*Abies alba* *Galium rotundifolium* *Festuca altissima* *Pyrola secunda* *Lonicera nigra*	
Carici-Fagetum	*Cephalanthera Damasonium* *Cephalanthera rubra*	*Melittis melissophyllum* *Lathyrus niger* *Coronilla Emerus* *Campanula persicifolia* *Polygonatum officinale*	
caricetosum albae			*Carex alba* *Mercurialis perennis* *Cephalanthera longifolia* *Tamus communis*
caricetosum montanae			*Carex montana* *Festuca heterophylla* *Luzula pilosa* *Maianthemum bifolium* *Luzula luzuloides* *Stachys officinalis* *Veronica officinalis* *Pyrola secunda* *Luzula Forsteri*
Lathyro-Quercetum	*Lathyrus niger*	*Veronica officinalis* *Melampyrum pratense* *Polytrichum attenuatum* *Festuca heterophylla* *Stachys officinalis* *Anthoxanthum odoratum* *Teucrium Scorodonia* *Scleropodium purum* *Cytisus sagittalis* *Pleurozium Schreberi* *Calluna vulgaris* *Vaccinium Myrtillus*	
caricetosum humilis			*Pinus silvestris* *Carex humilis* *Anthericum ramosum* *Campanula rotundifolia* *Brachypodium pinnatum* *Teucrium Chamaedrys*
luzuletosum luzuloidis			*Luzula luzuloides* *Veronica Chamaedrys* *Luzula pilosa* *Luzula Forsteri* *Primula vulgaris*

Groupement	Espèces caractéristiques d'association	Espèces différentielles d'association	Espèces différentielles de sous-association
Asplenio-Piceetum		*Prenanthes purpurea* *Adenostyles Alliariae* *Asplenium viride* *Dryopteris Filix-Mas* *Cardamine heptaphylla*	
caricetosum digitatae			*Carex digitata* *Valeriana montana* *Hypnum cupressiforme* *Ctenidium molluscum* *Convallaria majalis* *Epipactis atropurpurea* *Tortella tortuosa*
typicum			*Listera cordata* *Hylocomium umbratum* *Sphagnum quinquefarium* *Sphagnum acutifolium* *Bazzania trilobata*
Lycopodio-Mugetum	*Rhododendron ferrugineum* *Empetrum hermaphroditum* *Lycopodium Selago* *Empetrum nigrum*	*Cetraria islandica* *Cladonia gracilis elongata* *Dryas octopetala* *Carex sempervirens* *Icmadophila ericetorum* *Polytrichum alpinum* *Arctostaphylos alpina*	
salicetosum retusae			*Salix retusa* *Soldanella alpina* *Betula pubescens* *Cladonia crispata* *Drepanocladus uncinatus* *Pinguicula grandiflora* *Pyrola rotundifolia* *Pyrola media* *Sphagnum rubellum*
typicum			—
Sphagno-Piceetum	*Sphagnum Girgensohnii*	*Polytrichum commune* *Equisetum silvaticum*	
betuletosum pubescentis			*Betula pubescens* *Carex fusca* *Bazzania trilobata* *Sphagnum cymbifolium* *Sphagnum magellanicum* *Sphagnum parvifolium* *Pinus Mugo* *Carex echinata*
blechnetosum			*Prenanthes purpurea* *Blechnum Spicant* *Athyrium Filix-femina*
Sphagno-Mugetum	*Betula nana*	*Aulacomnium palustre* *Eriophorum vaginatum* *Oxycoccus quadripetalus* *Andromeda polifolia*	
Equiseto-Abietetum	*Equisetum silvaticum*	*Deschampsia caespitosa* *Caltha palustris* *Carex remota* *Geum rivale* *Valeriana dioeca* *Filipendula ulmaria*	

D'autre part, une vue d'ensemble de la systématique phytosociologique de tous les groupements cités est indispensable et permettra au lecteur de mieux situer les unités dans le système général de Braun-Blanquet.

Systématique des groupements végétaux cités et apparentés

Classe: Querco-Fagetea
- **Ordre:** Fagetalia silvaticae
  - Alliance: Fagion silvaticae
    - Sous-alliance: Asperulo-Fagion
      - Association: Fagetum silvaticae
      - Abieti-Fagetum
      - Aceri-Fagetum
      - Equiseto-Abietetum
    - Sous-alliance: Cephalanthero-Fagion
      - Association: Carici-Fagetum
      - Seslerio-Fagetum
    - Sous-alliance: Luzulo-Fagion
      - Association: Melampyro-Fagetum
      - Luzulo-Fagetum
  - Alliance: Fraxino-Carpinion
    - Association: Querco-Carpinetum
    - Aceri-Fraxinetum
    - Pruno-Fraxinetum
- **Ordre:** Quercetalia pubescentis
  - Alliance: Quercion pubescenti-petraeae
    - Association: Lithospermo-Quercetum
    - Buxo-Quercetum
    - Lathyro-Quercetum
    - Aceri-Tilietum
- **Ordre:** Prunetalia spinosae
  - Alliance: Berberidion vulgaris

Classe: Quercetea robori-petraeae
- **Ordre:** Quercetalia robori-petraeae
  - Alliance: Quercion robori-petraeae
    - Association: Quercetum medioeuropaeum (= Querco-Betuletum)

Classe: Pinetea
- **Ordre:** Pinetalia
  - Alliance: Erico-Pinion
    - Association: Cytiso-Pinetum
    - Daphno-Pinetum
    - Carici-Pinetum

Classe: Vaccinio-Piceetea
Ordre: Vaccinio-Piceetalia
Alliance: Vaccinio-Piceion
Association: Asplenio-Piceetum
Lycopodio-Mugetum
Sphagno-Piceetum
Sphagno-Mugetum
Rhododendro-Mugetum
Rhododendro-Vaccinietum
Empetro-Vaccinietum
Arctostaphylo-Loiseleurietum

Classe: Oxycocco-Sphagnetea
Ordre: Sphagnetalia fusci (Ledetalia palustris Oberd.)
Alliance: Sphagnion fusci

Classe: Scheuchzerio-Caricetea fuscae
Ordre: Scheuchzerietalia palustris
Alliance: Rhynchosporion albae
Ordre: Caricetalia fuscae
Alliance: Caricion canescenti-fuscae

Classe: Betulo-Adenostyletea
Ordre: Adenostyletalia
Alliance: Adenostylion
Association: Adenostylo-Cicerbitetum

Classe: Nardo-Callunetea
Ordre: Nardetalia
Alliance: Nardion
Association: Nardetum
(Lycopodio-Nardetum?)

Classe: Molinio-Arrhenatheretea
Ordre: Molinietalia
Alliance: Bromion racemosi (= Calthion)
Association: Chaerophyllo-Ranunculetum

Classe: Asplenietea rupestris
Ordre: Potentilletalia caulescentis
Alliance: Potentillion caulescentis
Association: Potentillo-Hieracietum
Asplenio-Cystopteridetum

Classe: Thlaspeetea rotundifolii
Ordre: Thlaspeetalia rotundifolii
Alliance: Stipion calamagrostis
Association: Dryopteridetum Robertianae

Classe: Salicetea herbaceae
Ordre: Arabidetalia coeruleae
Alliance: Arabidion coeruleae
Association: Salicetum retuso-reticulatae

Classe: Elyno-Seslerietea
Ordre: Seslerietalia
Alliance: Seslerion
Association: Seslerio-Sempervirentetum

II. ÉCOLOGIE

Les deux groupes d'associations que nous avons étudiés n'ont en commun qu'un seul facteur écologique: l'acidité de leur substrat. Ils n'ont même pas une seule bonne espèce indicatrice[13] commune. Or, suivant qu'il s'agisse du premier ou du second groupe de stations (sols bruns lessivés à Moder des étages inférieurs d'une part, lithosols à humus brut, marais bombés ou Podzols des étages supérieurs de l'autre), à l'acidité du substrat correspondent des groupes écologiques si différents qu'on se demande si vraiment l'acidité est un facteur écologique important. Cette remarque met en évidence le danger que l'on court à ne considérer qu'un facteur isolé au lieu d'un groupe de facteurs. De même qu'une association est définie par un groupe d'espèces (dans certains cas exceptionnels par une seule espèce), un milieu est généralement défini par plusieurs facteurs écologiques.

Notre étude a pu mettre en évidence que le pH est bien plus un facteur sélectif pour la végétation qu'un facteur écologique de premier ordre. Dans les stations que nous avons étudiées, le pH augmentant presque toujours avec la profondeur, c'est surtout parmi les mousses et les espèces herbacées que s'opère la sélection. Les arbres, dont les racines sont en contact avec plusieurs horizons de pH différent, sont donc de mauvais indicateurs de l'acidité. Du reste, il est bien probable que les plantes sont rendues plus ou moins sensibles à l'acidité selon le type d'humus, la granulométrie et la composition pétrographique de la terre minérale; c'est pourquoi nos indications n'ont qu'une valeur relative.

Notre travail apporte aussi une contribution à l'autécologie de nombreuses espèces en permettant de connaître leur degré d'«acidophilie», ou plutôt leur degré de tolérance vis-à-vis des valeurs basses du pH. Cette tolérance n'est que relative et ne concerne que le Jura. On sait en particulier par les recherches d'Ellenberg (1957, 1958) que le comportement d'une espèce vis-à-vis de ce facteur écologique dépend dans une large mesure des facteurs de concurrence. Nos observations ne renseignent donc pas sur l'amplitude absolue de pH tolérée par une espèce, mais sur la préférence ou la tolérance qu'elle manifeste vis-à-vis du pH dans la station où elle croît. Si nous considérons l'acidité de la zone principale d'enracinement d'une association comme déterminante, nous pouvons classer les groupements étudiés comme suit, par ordre de pH croissant de leur substrat:

---

[13] Nous ne considérons pas *Vaccinium Myrtillus* comme une bonne espèce indicatrice. Bien qu'acidophile, elle est une véritable ubiquiste puisqu'elle se trouve aussi bien dans le Lathyro-Quercetum que dans le Querco-Betuletum, le Nardetum, les associations du Vaccinio-Piceion et bien d'autres encore.

Association	Horizon	pH (amplitude)
Sphagno-Mugetum	A_0	2,7 - 4,1
Sphagno-Piceetum	A_0	3,2 - 4,5
Lycopodio-Mugetum	A_0	3,3 - 4,8
Asplenio-Piceetum typicum	A_0	3,8 - 4,2
Equiseto-Abietetum	A_1	4,5 - 4,7 [14]
Melampyro-Fagetum et Luzulo-Fagetum	A_2	4,0 - 5,2
Lathyro-Quercetum	A_2	4,5 - 5,5
Asplenio-Piceetum caricetosum	A_0	5,2 - 5,5 [14]
Carici-Fagetum caricetosum montanae	A_1	4,6 - 6,4

Le tableau de la page 152 met en évidence les facteurs écologiques des groupements que nous avons étudiés; il résume nos observations sur le terrain de même que les résultats de nombreux sondages pédologiques.

Dans trois cas précis nous avons recouru à des analyses écologiques détaillées pour mieux différencier des stations voisines ou pour comprendre le déterminisme d'un groupement. Ceci nous a permis d'arriver aux conclusions suivantes:

1. Parmi les groupements croissant sur des moraines, nous avons pu montrer que les associations du Luzulo-Fagion différaient avant tout du Carici-Fagetum caricetosum montanae par le régime hydrique, l'acidité et la profondeur de décarbonatation du sol. Ces différences ont pour cause la nature pétrographique variable des moraines latérales du glacier du Rhône. Aux moraines les plus riches en éléments siliceux alpins correspondent les groupements les plus acidophiles. Toutefois l'acidité du profil ne dépend pas uniquement, dans ce cas, de la pauvreté en squelette calcaire de la moraine, mais aussi de sa nature sableuse et filtrante qui se traduit par un lessivage plus prononcé des bases. Les forêts sur moraines ne constituent donc pas, comme nous le pensions au départ, une unité phytosociologique et écologique. En revanche il est possible, grâce à la végétation, de différencier, sans même recourir à une étude pétrographique, les moraines sableuses riches en éléments siliceux alpins (groupements du Luzulo-Fagion) des moraines plus riches en calcaire jurassiens et plus argileuses (Carici-Fagetum caricetosum montanae).

2. Le déterminisme des peuplements d'épicéas nains du fond du Creux du-Van a été partiellement éclairci par nos recherches, bien qu'il subsiste encore quelques inconnues. Ce groupement est lié à un microclimat très particulier: exposition nord, faible durée d'insolation, sol extrêmement froid en profondeur, longue période d'enneigement. Rappelons que du -

[14] Deux mesures seulement.

Groupement	Facteurs écologiques décisifs
Melampyro-Fagetum	Stations chaudes de l'étage submontagnard (et montagnard inf.?). Sol brun lessivé, acide, à Moder, profondément décarbonaté, sur moraines mixtes, sableuses et riches en éléments siliceux. Pente moyenne ou faible.
Luzulo-Fagetum	Etage montagnard moyen (et inférieur?). Même sol et même roche mère que le Melampyro-Fagetum.
Carici-Fagetum	Stations chaudes des étages submontagnard et montagnard inférieur, en exposition Sud. Pente moyenne ou faible. Sol calcimorphe.
caricetosum albae	Sol carbonaté humique sur éboulis de pente ou roche en place calcaires, très riche en squelette exclusivement calcaire, relativement pauvre en terre fine.
caricetosum montanae	Moraines mixtes riches en éléments jurassiens. Sol brun calcimorphe légèrement acide, peu décarbonaté, riche en terre fine argileuse.
Lathyro-Quercetum	Stations très chaudes de l'étage submontagnard. Moraines sableuses riches en éléments siliceux et reposant sur lapiaz calcaire. Sol brun lessivé, acide, à Moder.
caricetosum humilis	Pente plus forte, sol plus superficiel.
luzuletosum luzuloidis	Pente plus faible, sol plus profond.
Asplenio-Piceetum	Etage montagnard. Lithosol recouvert d'humus brut. Peu ou pas de terre minérale. Drainage excessif. Lapiaz ou roche dure.
caricetosum digatatae	Versants chauds ou étage montagnard inférieur (n'occupe que de très petites surfaces!).
typicum	Stations froides de l'étage montagnard moyen et supérieur.
Lycopodio-Mugetum	Enclaves de l'étage subalpin? Lithosol recouvert d'humus brut, sans terre minérale. Drainage excessif. Presque exclusivement au versant nord.
salicetosum retusae	Bas des éboulis abrités, combes où la neige s'accumule. Sous-sol gelé la plus grande partie de l'année.
typicum	Stations exposées aux vents violents, éperons.
Sphagno-Piceetum	Etage montagnard. Sol hydromorphe sans squelette, avec humus brut. Pente faible ou nulle. Drainage insuffisant.
betuletosum	Bord des marais bombés. Tourbe oligotrophe.
blechnetosum	Podzol sur Pseudogley ou Stagnogley.
Sphagno-Mugetum	Tourbe oligotrophe sur marais bombé à plan d'eau élevé.
Equiseto-Abietetum hylocomietosum	Etage montagnard. Sol brun hydromorphe à Pseudogley, sans squelette et sans humus brut. Drainage faible. Pente moyenne.

rant toute l'année 1958 le sol n'y a pas dégelé à la profondeur de 1,60 m. Si pendant l'année 1959 le sol a dégelé pendant deux mois et demi, c'est évidemment à la faveur d'un régime thermique et pluviométrique exceptionnel (voir p. 103).

Des températures du sol aussi basses n'ont jamais été signalées, à notre connaissance, à pareille altitude (1190 m) en Europe centrale. Nous ne savons pas si le sol du groupement à pins de montagne rabougris du Crêt de la Neige (qui est le même que celui à épicéas nains du Creux du Van) reste gelé toute l'année: le climat général étant plus froid et plus humide (1500 à 1700 m), le climat local n'a peut-être pas besoin d'être aussi rigoureux.

Il semble dérsormais plus facile d'expliquer la genèse d'un groupement acidophile avec sphaignes sur un éboulis calcaire en plein étage montagnard: à cause du froid qui entrave l'activité biologique et de l'humidité (long enneigement, horizon de marnes situé sous l'éboulis), les restes des végétaux pionniers, auxquels se mêlent très tôt des mousses et des lichens, se transforment en un Mor très acide sur lequel s'installent des espèces acidophiles. Comme celles-ci sont génératrices d'humus acide, il se produit une sorte de réaction en chaîne et la couche d'humus brut s'accroît en épaisseur au point d'empêcher les espèces calcicoles d'atteindre par leurs racines la roche calcaire.

Nous avons montré que la station du Lycopodio-Mugetum salicetosum retusae (faciès à épicéas nains) représentait l'extrême des conditions stationnelles de l'Asplenio-Piceetum. C'est aussi l'extrême de ce qu'une «forêt» peut encore supporter dans le Jura.

3. Nos recherches ont permis de préciser l'écologie des forêts d'épicéas des sols gorgés d'eau (Sphagno-Piceetum). Nos prédécesseurs n'avaient mentionné ce groupement qu'autour des marais tourbeux. Nous avons observé pour la première fois dans le Jura des Pessières sur marnes en dehors des marais bombés. Le sol du Sphagno-Piceetum blechnetosum a été étudié avec soin dans la région de La Brévine (canton de Neuchâtel) et sur le Plateau de Maîche (Département du Doubs, France), ce qui nous a permis de découvrir dans le Jura des Podzols parfaitement caractérisés. Le déterminisme de la végétation nous paraît le suivant: le climat très humide et frais du Jura occidental (voir Spinner, 1932) favorise le lessivage et la décarbonatation des marnes. En terrain plat, le sol étant constamment gorgé d'eau, les restes de végétaux se transforment en un hydromor acide de formation anaérobie. Le manque d'aération du sol et la désaturation en bases des horizons supérieurs paraissent être ici les facteurs limitants pour la végétation. Par suite de la compacité du profil et du manque d'oxygène, les racines ne peuvent pas pénétrer

dans les parties profondes (les seules qui soient saturées en bases); seul l'épicéa et son cortège d'espèces acidophiles peuvent végéter sur un sol aussi pauvre et leur litière en accentuera encore l'acidification.

Toutefois il nous semble essentiel de relever que le phénomène de la podzolisation que nous avons observé pour la première fois dans le Jura ne paraît pas pouvoir se produire sur un substrat purement calcaire: un Podzol ne peut se former que si la roche mère laisse un abondant résidu non calcaire, ce qui est le cas des marnes.

III. APPLICATIONS A LA SYLVICULTURE

Notre étude ayant avant tout pour but d'individualiser des associations naturelles et de mettre en lumière leurs rapports avec le milieu, nous laissons au forestier praticien le soin de transposer nos observations d'ordre biologique sur le plan économique. Toutefois, nous résumerons ici les applications pratiques que nous ont suggéré nos études.

Nos occupations professionnelles nous ont déjà permis, à mainte reprise, d'appliquer les résultats de notre étude floristique et écologique. Ainsi par exemple, dans le domaine du reboisement, nous connaissions l'écologie de l'érable sycomore (espèce des sols calcimorphes de l'étage montagnard) que nous avons utilisé avec succès comme pionnier sur les sols très rocailleux du Fagetum dentarietosum, mais, sans succès sur les sols acides à Moder du Melampyro-Fagetum apparemment beaucoup plus productifs. Au contraire, le mélèze prospéra bien dans le second cas et mal dans le premier. Nous avons déjà évoqué (Richard, 1957) l'importance d'une délimitation précise des stations lors de la réalisation de projets de reboisement. En disant de l'Abieti-Fagetum qu'il représente l'optimum du mélange hêtre, sapin, épicéa, on schématise à l'extrême. Nous avons montré ailleurs (Richard, 1956) l'importance que nous attachions à la connaissance des petites unités : le praticien de chez nous qui gère intensivement de petites surfaces a besoin de connaître la sous-association qui lui indique la vocation et la productivité d'une station. Peu lui importe de connaître exactement la limite entre Fagetum et Abieti-Fagetum, pourvu qu'il sache reconnaître le caractère spécifique d'un Abieti-Fagetum petasitetosum et comparer ce dernier à l'Equiseto-Abietetum, pourvu qu'il sache reconnaître un îlot de véritable Asplenio-Piceetum d'une ancienne plantation d'épicéas en station d'Abieti-Fagetum! Nous sommes de plus en plus persuadé que le tempérament de chaque essence, de chaque groupe d'essences est relatif au milieu considéré: nous avons vu qu'à même altitude le sapin blanc est long et fait preuve d'une forte vitalité dans le Luzulo-Fagetum, tandis qu'il est court et souffre de la sécheresse dans le Carici-Fagetum.

Mais, comme l'exprime Leibundgut (1951), ceux qui attendent du phytosociologue une ordonnance toute préparée leur indiquant le «mélange normal» pour chaque station seront déçus, car la plupart des milieux offrent diverses possibilités; seules certaines stations spécialisées (climax édaphiques ou microclimatiques) offrent des conditions trop extrêmes pour tolérer autre chose que les essences spontanées [15]. Plus une station est proche du climax climatique, mieux elle se prête à diverses combinaisons d'essences [16]. Il coule de source que le milieu (traduit par la végétation) prescrit pour une bonne part l'intensité et la qualité des interventions sylvicoles, de même que les possibilités d'améliorer le rendement par l'introduction d'essences étrangères (hôtes de la forêt naturelle).

Le tableau suivant résume, dans l'optique du sylviculteur, les caractères essentiels des stations décrites dans cette étude:

Melampyro-Fagetum

Productivité: moyenne.
Sol: profond, meuble, bien pourvu en eau disponible.
Essences spontanées: Hêtre, chêne rouvre, sapin.
Hôtes proposés: mélèze, Douglas. Pour le pin sylvestre et l'épicéa, éviter les peuplements purs, à cause du danger de formation d'humus brut et des difficultés d'ordre phytosanitaire et de régénération.
Remarques: Le hêtre peut avoir une vitalité extraordinaire, même sur les sols très acides. Les «chênaies» semi-artificielles en station de Melampyro-Fagetum sont exposées à l'envahissement par le hêtre et le sapin. Le sapin qui est presque toujours parasité par le gui ne doit pas subsister en peuplement purs et devra être exploité avant que le gui ne l'affaiblisse trop.

Luzulo-Fagetum

Productivité: forte.
Sol: profond, meuble, bien pourvu en eau disponible.
Essences spontanées: hêtre, sapin (épicéa).
Hôtes proposés: mélèze.
Remarques: Le sapin peut être propagé sans inconvénient pour le sol. Il fait preuve d'un fort accroissement. A la limite inférieure de l'association, veiller à la prolifération du gui.

---

[15] C'est le cas des stations jurassiennes du Vaccinio-Piceion.
[16] Par ex. Luzulo-Fagetum, Carici-Fagetum caricetosum montanae, Fagetum typicum, Abieti-Fagetum festucetosum.

Carici-Fagetum *caricetosum montanae*

Productivité: moyenne à faible.

Sol: généralement peu profond, riche en squelette, contenant deux fois moins d'eau disponible pour la végétation que celui du Luzulo-Fagetum et du Melampyro-Fagetum.

Essences spontanées: hêtre, sapin, alisier, alisier torminal, érable à feuilles d'obier, chêne rouvre.

Hôtes proposés: Pin sylvestre, pin d'Autriche (épicéa, mélèze).

Remarques: si le sapin blanc a un fort accroissement jusqu'à l'âge du perchis, les vieux individus, par contre, sont particulièrement sensibles aux périodes de sécheresse, d'autant plus qu'ils sont parasités par le gui.

Lathyro-Quercetum

Productivité: faible.

Sol: meuble, relativement bien pourvu en eau, mais peu profond.

Essences spontanées: chêne rouvre, pin sylvestre, érable à feuilles d'obier, alisier, alisier torminal (hêtre).

Hôtes proposés: pin d'Autriche.

Remarque: station particulièrement hostile au sapin, mais plus fertile que le Lithospermo-Quercetum avec lequel on l'a confondu jusqu'ici.

Asplenio-Piceetum

Productivité: faible à très faible.

Sol: très filtrant, avec humus brut.

Essences spontanées: épicéa, sorbier.

Remarques: à m é n a g e r ! Joue un rôle protecteur important pour le régime des eaux. Toute surexploitation supprime l'humus, seule réserve d'eau, et risque de supprimer du même coup la forêt.

Lycopodio-Mugetum

Station improductive jouant un rôle protecteur important. A conserver intacte.

Sphagno-Piceetum

Productivité: faible.

Sol: profond, mais asphyxiant, gorgé d'eau, à humus brut. Profondeur physiologique faible.

Essences spontanées: épicéa, sapin, sorbier.

Remarque: conserver la forêt aussi dense que possible pour éviter l'envahissement par les hautes herbes.

Sphagno-Mugetum

Station improductive à conserver intacte.

Equiseto-Abietetum *hylocomietosum*

Productivité: moyenne.
Sol: profond, gorgé d'eau.
Essences spontanées: sapin, épicéa, hêtre (érable sycomore, sorbier).
Remarques: régénération plutôt difficile, entravée par l'exubérance des hautes herbes hygrophiles. Favoriser le développement des mousses (lit de germination du sapin et de l'épicéa) en conservant les peuplements assez denses. Exploitation par pieds isolés; éviter le trainage des bois qui supprime la mousse et favorise les hautes herbes.

IV. CLIMAX ET SUCCESSIONS

Dans la première partie de notre travail, nous avons exposé que les associations acidophiles du Luzulo-Fagion qui végètent sur des moraines riches en éléméts siliceux devaient être placées dans le même groupe de climax (Tüxen et Diemont, 1937) que les groupements des sols calcimorphes de l'étage correspondant décrits par Moor (1952) (Carici-Fagetum, Fagetum silvaticae, Abieti-Fagetum). De même, mais en station plus chaude, nous pensons que le Lathyro-Quercetum et le Lithospermo-Quercetum qui végètent en mosaïque sur des sols d'origine différente, constituent deux associations spécialisées vicariantes. Dans les deux cas ci-dessus ce sont la composition pétrographique et l'origine des roches mères respectives qui déterminent les différences floristiques, et non la situation des groupements dans une série plus ou moins hypothétique conduisant vers le climax[17]. Un Carici-Fagetum caricetosum montanae par exemple n'évoluera jamais vers un Melampyro-Fagetum, pas plus qu'une Chênaie buissonnante ne se transformera sous l'influence du climat du pied du Jura en une Chênaie à Gesse noircissante.

Dans la seconde partie nous avons démontré tout d'abord que toutes les associations du Vaccinio-Piceion du Jura étaient spécialisées (climax édaphiques ou microclimatiques). Elles sont en équlibre avec les conditions actuelles, mais celles-ci diffèrent plus ou moins profondément des conditions régionales moyennes. Nos conclusions sur ce point sont en accord avec celles de Moor. Il ne faut pas perdre de vue que cette distinction entre association spécialisée et climacique n'est valable que si le climat général reste à peu près constant. Moor a montré que plus le climat général devenait frais, moins certaines associations étaient liées à des conditions particulières. Nous avons montré nous-même que le Lyco-

[17] Rappelons que climax vient du grec et signifie l'échelle, d'où, par extension, le dernier échelon, l'aboutissement, non le climat.

podio-Mugetum, de strictement localisé qu'il est à l'étage montagnard moyen, devient subclimacique sur les hauts sommets du Jura genevois qui confinent à l'étage subalpin.

Nous n'avons jamais pu mettre en évidence de véritable succession conduisant d'un groupement du Vaccinio-Piceion vers un groupement du Fagion ou vice-versa, comme SCHWARZ l'admet à propos des peuplements d'épicéas nains du Creux du Van (voir cependant la réserve de la p. 110).

A notre avis, il n'y a pas dans le Jura de groupement véritablement intermédiaire entre Fagion et Vaccinio-Piceion. Les seuls groupements qui pourraient passer pour tels et qui ne sont pas des mosaïques se laissent rattacher sans difficulté à l'une ou à l'autre alliance.

Notre travail apporte ainsi quelques preuves supplémentaires en faveur de l'idée que l'influence de la roche mère se fait sentir jusqu'au stade final d'une série évolutive, ou autrement dit qu'il n'existe pas dans le Jura de climax unique déterminé par le seul climat général. Il s'inscrit sur ce point dans la liste des travaux de TÜXEN et DIEMONT, d'ETTER et de KUOCH.

Nous pensons que la notion de succession doit être utilisée avec beaucoup de circonspection. Seuls font partie d'une véritable série évolutive les groupements qui se succèdent dans le temps sur une même roche mère. Les auteurs qui ont décrit des séries évolutives exprimées par des tableaux où les flèches s'entrecroisent dans tous les sens n'ont pas toujours pris garde au danger qu'il y a, dans un pays de montagnes, de confondre des séries topographiques avec des séries génétiques.

Bibliographie

Aichinger, E.: Höhenstufenumkehr der Vegetation durch Frostlöcher der montanen Stufe in den Karawanken. — Forstarchiv *8*, 1932.

Agassiz, L.: Distribution des blocs erratiques sur les pentes du Jura. — Bull. Soc. géol. de France *7*, 1835-36.

Aubert, S.: Le pin de montagne dans le Haut-Jura. — Journal forestier suisse 1934.

Aubert, S. et Luquet, A.: Etudes phytogéographiques sur la chaîne jurassienne. Les associations végétales du Mont Tendre. — Revue géogr. alpine *XVIII*, *3*, Grenoble 1930.

Bach, R.: Die Standorte jurassischer Buchenwaldgesellschaften mit besonderer Berücksichtigung der Böden. — Bull. Soc. bot. suisse *60*, 1950.

Bach, Kuoch, Iberg: Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. I Entscheidende Standortsfaktoren und Böden. — Annales de l'Inst. féd. de Recherches forestières *30*, 1954.

Bartsch, J. et M.: Vegetationskunde des Schwarzwaldes. — «Pflanzensoziologie» *4*, 1940.

Bartsch, J. et M.: Über den natürlichen Gesellschaftsanschluss der Fichte im Schwarzwald. — Allg. Forst- u. Jagdzeitung 1941.

Baumberger, E.: Die Felsenheide am Bielersee. — 1904.

Bourgenot, L.: Le Jura siliceux. — Bull. Soc. for. Franche-Comté *4*, 1956.

Braun-Blanquet, J.: Zentralalpen und Tatra. Eine pflanzensoziologische Parallele. — Veröffentl. Geobot. Institut Rübel *6*, 1930.

Braun-Blanquet, J.: Zur Kenntnis nordschweizerischer Waldgesellschaften. — Bot. Centralblatt, Beiheft *49*, Erg. Bd. 1932.

Braun-Blanquet, J.: La végétation alpine des Pyrénées orientales. — Barcelone 1948.

Braun-Blanquet, J.: Die Pflanzengesellschaften Rätiens. — Vegetatio *I*, 1949. Vegetatio *II*, 1950.

Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. 2e édition. 1951.

Braun-Blanquet, Pallmann, Bach: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweiz. Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vaccinio-Piceetalia. — Résultats des Rech. scientifiques au Parc National Suisse *IV* (neue Folge), 1954.

Braun-Blanquet, Sissingh Vlieger: Klasse der Vaccinio-Piceetea. — Prodromus der Pflanzengesellschaften *6*, 1939.

Braun-Blanquet et Tüxen: Übersicht der höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas. — Sigma *84*, 1943.

Briquet, J.: Recherches sur la flore du district savoisien et du district jurassique franco-suisse. — Engler's bot. Jahrbücher 1891.

Brockmann-Jerosch, H.: Baumgrenze und Klimacharakter. — Beitr. geobot. Landesaufnahme der Schweiz *6*, 1919.

Chastain, A.: Recherches écologiques et floristiques sur le Pinetum de la haute tourbière de la Vraconne. — Rec. Trav. Inst. bot. Univ. Montpellier. Supplément No *2*, 1952.

Christ, H.: Über die Pflanzendecke des Juragebirges. — 1868.

Colman, E. A. et Hendrix, T. M.: The fiberglas electrical Soil-moisture instrument. — Soil Science *67*, 6, 1949.

de Coulon, M.: Composition des peuplements et dégâts du bostryche curvidenté. — Journal forestier suisse 1949, p. 355.

Demolon, A.: La dynamique des sols. — Paris 1948.

Diemont, W. H.: Zur Soziologie u. Synökologie der Buchen- und Buchenmischwälder der NW-deutschen Mittelgebirge. — Beihefte Jahresber. naturhist. Ges. Hannover, *3*, 1938.

Dubois, A.: Les Gorges de l'Areuse et le Creux du Van. — Neuchâtel 1902.

Duchaufour, Ph.: Recherches écologiques sur la Chênaie atlantique. — Annales Ecole nat. Eaux et Forêts 1948.

Duchaufour, Ph.: Propriétés des complexes humiques dans différents types de sols. — Annales Ecole nat. Eaux et Forêts *XIV*, 1, 1954.

Duchaufour, Ph.: Pédologie. 1. Applications forestières et agricoles. 2. Tableaux descriptifs et analytiques des sols — Ecole nat. des Eaux et Forêts 1956-1957.

Duchaufour, Ph.: L'action des divers types d'humus sur les processus d'entraînement dans le sol forestier. — Revue forestière française *12*, 1957.

Duchaufour, Ph.: La dynamique du sol forestier en climat atlantique. — Presses universitaires Laval. Québec. 1959.

Duchaufour, Ph.: Précis de Pédologie. — Paris 1960.

Duchaufour et Rousseau: Les phénomènes d'intoxication des plantules de résineux par le Manganèse dans les humus forestières. — Revue forestière française *12*, 1959, p. 1.

Duchaufour et Bonneau: Note sur la physiologie de la nutrition des résineux. — Revue forestière française *4*, 1960.

Dupasquier, L.: Sur les limites de l'ancien glacier du Rhône le long du Jura. — Bull. soc. neuch. Sc. nat. 20, 1891/92.

Ellenberg, H.: Neuere Forschungsrichtungen in der Vegetationskunde. — Ber. deutsche bot. Ges. *LXX*, 2, 1957.

Ellenberg, H.: Über die Beziehungen zwischen Pflanzengesellschaft, Standort, Bodenprofil und Bodentyp. — Angewandte Pflanzensoziologie *15*, Stolzenau/Weser 1958.

Ellenberg und Snoy: Physiologisches und ökologisches Verhalten von Ackerunkräutern gegenüber der Bodenfeuchtigkeit. — Mitt. Staatsinstitut für allg. Botanik Hamburg *11*, 1957.

Etter, H.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. — Annales de l'Inst. féd. Recherches forestières *23*, I, 1943.

Etter, H.: Über die Waldvegetation am Südostrand des schweizerischen Mittellandes. — Annales de l'Inst. féd. Recherches forestières *55*, I, 1947.

Fankhauser, F.: Die Borkenkäferschäden an der ersten Jurakette im Kanton Bern. — Journal forestier suisse 1949, p. 347.

Favarger, Cl.: Flore et végétation des Alpes. II: étage subalpin. — 1958.

Favarger, Cl.: Distribution en Suisse des races chromosomiques de Chrysanthemum leucanthemum L. — Bull. soc. bot. suisse *69*, 1959.

Favarger, Cl.: Une espèce nouvelle pour la flore du Jura: Carex rupestris All. — Acta Soc. helv. Sc. nat. 1960.

Favarger, Richard, Duckert: La Camarine noire, Empetrum nigrum et Empetrum hermaphroditum en Suisse. — Bull. soc. bot. suisse *69*, 1959.

Favarger, Cl. et Richard, J.-L.: Les enclaves de végétation acidophile dans le Jura et le problème du Climax. — Bull. soc. bot. de France 1960, p. 99.

Favre, J.: La flore du Cirque de Moron et des hautes côtes du Doubs. — Bull. soc. neuch. Sc. nat. 1924.

Favre et Thiébaud: Monographie des marais de la chaîne de Pouillerel. — Bull. soc. neuch Sc. nat. 1905/1907.

Felber, Th.: Ein Zwergwald im Kanton Appenzell I. Rh. — Schweiz. Zeitschrift f. Forstwesen 1884, p. 251.

Flahaut, Ch.: Les limites supérieures de la végétation forestière et les prairies pseudo-alpines en France. — Revue des Eaux et Forêts *XL*, 1901.

Frei, E.: Beurteilung der Körnung des Bodens nach dem Dreieckdiagramm. — Landw. Jahrbuch d. Schweiz. Neue Folge *2*, 1953.

Frey, Ed.: Die Flechtenflora und -Vegetation des Nationalparkes im Unterengadin. — Résultats des Rech. scientif. au Parc National Suisse 1952.

FRÜH, J. und SCHRÖTER, C.: Die Moore der Schweiz. — Beitr. zur Geologie d. Schweiz. Geotechn. Serie 1904.

FURRER, E.: Schweizerische Vegetationsforschung von 1938 bis 1948. — Vegetatio *II*, 1950.

FURRER, E.: Vegetationsforschung in der Schweiz von 1949 bis 1958. — Vegetatio *IX*, 1959.

GAGNEBIN, E.: Les invasions glaciaires dans le bassin du Léman. — Bull. soc. vaud. Sc. nat. *59/243*, 1937.

GAUSSEN, H.: La Hêtraie sans hêtre. — Revue forestière française *10*, 1953, p. 650.

GODET, Ch.: Flore du Jura. — 1852. Supplément 1869.

GRABER, A.: La flore des gorges de l'Areuse et du Creux du Van. — Mitt. bot. Museum Univ Zürich *99*, 1924.

GRENIER, CH.: Flore de la chaîne jurassienne. — 1865.

GRÜNIG, P.: Über die Flaumeichenwälder in der Bielerseegegend. — Journal forestier suisse 1948, p. 394.

GUINIER, PH.: Les associations végétales et les types de forêts du Jura français. — Annales Ecole nat. Eaux et Forêts *4*, 1932.

GUINIER, PH.: Sapins et sapinières. — Bull. soc. for. Franche-Comté *25*, 1949, p. 439.

GUINIER, PH : Sols et forêts de l'Ouest. — Bull. comité des forêts 1950.

GUINIER, PH.: Quelques végétaux ligneux du Jura. — Bull. soc. bot. de France. 84e session extr. dans le Jura. 1958.

GUINIER et POURTET: Les variations du Pinus montana Miller du Tyrol au Briançonnais. — Bull. soc. bot. de France. 78e session extr. 1950.

GUINOCHET, M.: Carte des groupements végétaux de la France: Pontarlier 5-6. — Institut géographique nat. 1955.

GUTERSOHN, H.: Geographie der Schweiz. Band I: Jura. — 1958.

HARTMANN, F. K.: Waldgesellschaften der deutschen Mittelgebirge und des Hügellandes. — Akademie f. Raumforschung u. Landesplanung 1953.

IMCHENETZKY: Les associations végétales de la vallée de la Loue. — Thèse, Fac. des Sciences Besançon 1926.

ISCHER, A.: Les tourbières de la vallée des Ponts de Martel. — Bull. soc. neuch. Sc. nat. *60*, 1935.

ISSLER, E.: Les associations végétales des Vosges méridionales. Les forêts. — Colmar 1924/1926.

ISSLER, E.: Die Buchenwälder der Hochvogesen. — Dans: Rübel: die Buchenwälder Europas. — Veröffentl. geobot. Institut Rübel *8*, 1932.

ISSLER, E.: Vegetationskunde der Vogesen. — 1942.

JACAMON, M. et MORMICHE, A.: Une étude pédologique et botanique en liaison avec celle des types de peuplements (Forêt domaniale des Trois-Bois). — Revue forestière française *2*, 1958, p. 81.

JACCARD, A.: Contribution à l'étude du terrain erratique dans le Jura. — Bull. soc. neuch. Sc. nat. *20*, 1892, p. 124.

JORAY, M.: L'étang de la Gruyère. — Berne 1942.

KLIKA, J.: Xerotherme Gesellschaften in Böhmen. — Beiheft Bot. Centralblatt *L.* 2. Abteilung. 1933.

KOCH, W.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene. — Jahrb. St. Gall. naturw. Ges. 61, 2, 1926.

KRANCK et FAVARGER: Le pays de Neuchâtel (Géographie). — Coll. centenaire de la République. Neuchâtel 1948

KUOCH, R.: Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. — Annales de l'Inst. féd. de Recherches forestières *XXX*, 1954.

KUOCH, R.: I. Vegetationskundliche Schulen. II. Die Standordtypenbildung. — Mémoires Inst. féd. de Recherches forestières *32*, 8, 1957.

KUOCH, R.: Zur Systematik von Tannenwäldern. — Journal forestier suisse *2*, 1957.

Kurth, A.: Die waldbauliche Rolle und Behandlung der Buche auf Pflanzensoziologischer Grundlage. — Schweiz. Zeitschrift f. Forstwesen 1945, p. 98.

Lachaussée, E.: Les associations forestières du Jura français. — Bull. soc. bot. Genève 39, 1948.

Lebeau, R.: Les forêts de sapins du Jura méridional. — Bull. soc. Hist. nat. Doubs *58* et *59*, 1954 et 1957.

Leibundgut, H.: Aufbau und waldbauliche Bedeutung der wichtigsten natürlichen Waldgesellschaften der Schweiz. — 1951.

Leuenberger, R.: Beitrag zur Kenntnis der Humuskarbonatböden und Rendzinen im Schweizer Jura. — Thèse E P. F. Zurich 1950.

Lüdi, W.: Zur Frage des Waldklimaxes in der Nordschweiz. — Ber. geobot. Institut Rübel *1934*, 1935.

Lüdi, W.: Die Kastanienwälder von Tesserete. — Ber. geobot. Institut Rübel *1940*, 1941.

Lüdi, W.: Phytosociologie et cartographie des forêts du Jura. — Bull. soc. bot. Genève *40*, 1948 (1949), p. VI-VIII.

Lüdi, W : Bericht über den 9. Kurs in Alpenbotanik. — Ber. geobot. Institut Rübel *1952*, 1953.

Magnin, A.: La végétation des Monts Jura. — Ass. française p. l'Avanc. des Sciences. Besançon 1893.

Maurer, E.: Bodentemperatur und Sonnenstrahlung in den Schweizer Alpen. — Meteorolog. Zeitschrift *5*, Braunschweig 1916.

Maurer, Billwiller, Hess: Das Klima der Schweiz. — 1910.

Meyer, K. A.: Holzartenwechsel und frühere Verbreitung der Eiche in der Westschweiz. — Annales de l'Inst. féd. de Recherches forestières:

I. Neuchâtel: *XX*, 1, 1937.
II. Jura bernois: *XX*, 2, 1938.
III. Fribourg-Vaud: *XXI*, 2, 1940.
IV. Vaud. Jura-Jorat: *XXII*, 1, 1941.

Meyer, P.: Das Mastigobryeto-Piceetum abietetosum im Schweizerischen Mittelland und seine forstlich-waldbauliche Bedeutung. — Vegetatio *I*, 1949.

Meyer, P.: Das Piceeto-Abietetum praealpinum asperuletosum im Schweiz. Mittelland. — Vegetatio 1954, p. 302.

Meylan, Ch.: Les Hépatiques de la Suisse. — 1924.

Moor, M.: Pflanzensoziologische Beobachtungen in den Wäldern des Chasseralgebietes. — Bull. Soc. bot. suisse *50*, 1940 (SIGMA *73*, 1940).

Moor, M.: Die Pflanzengesellschaften der Freiberge. — Bull. Soc. bot. suisse *52*, 1942.

Moor, M.: Die Waldpflanzengesellschaften des Schweizer Juras. — Journal forestier suisse *1947*, p. 1.

Moor, M.: Des groupements végétaux forestiers dans le Jura: les associations climaciques et les associations spécialisées. — Journal forestier suisse *1951*, p. 634.

Moor, M.: Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. — Beitr. geobot. Landesaufnahme d. Schweiz *31*, 1952.

Moor, M.: Fichtenwälder im Schweizer Jura. — Vegetatio *V-VI*, 1954.

Moor, M.: L'étude de la végétation dans le Jura et en Ajoie. — Recueil études et trav. scientif. p. 189. Porrentruy 1955.

Moor, M.: Zur Systematik der Querco-Fagetea. — Mitt. Florist.-soziolog. Arbeitsgemeinschaft N. F. 8, Stolzenau/Weser 1960.

Moor, M. et Schwarz, U.: Die kartographische Darstellung der Vegetation des Creux du Van-Gebietes. — Beitr. geobot. Landesaufnahme d. Schweiz *37*, 1957.

Moreau, R. et Schaeffer, R.: La descente du Sapin dans le Département du Doubs: phénomène naturel ou provoqué par l'homme? Bull. soc. Hist. nat. Doubs *59*, 1955.

Mráz, K.: Waldkundliche Untersuchungen im mittelböhmischen Bergland. — Sonderdruck aus Archiv f. Forstwesen *6*, 2/3, 1957.

Oberdorfer, E.: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — «Pflanzensoziologie» *10*, 1957.

Olsen, C.: Studier over Jordbundens Brintionkoncentration. — Copenhague 1921.

Pallmann, H.: Über Waldböden. — Suppl. *21*, org. Soc. forest. suisse.

Pallmann, Eichenberger, Hasler: Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologischen oder bodenkundlichen Untersuchungen. — Bull. soc. bot. suisse *50*, 1940, p. 337.

Pallmann, H. und Frei, E.: Beitrag zur Kenntnis der Lokalklimate einiger kennzeichnender Waldgesellschaften des Schweiz. Nationalparkes. — Résultats des Rech. scientif. au Parc National Suisse *I*, 10, 1943.

Pallmann und Hafter: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin. — Bull. Soc. bot. Suisse *42*, 1933.

Pillichody, A.: Quelques notes sur le pin de montagne. — Journal forestier suisse 1908, p. 89.

Pillichody, A.: Un massif forestier dans le Jura à 1700 m d'altitude. — Journal forestier suisse 1921, p. 41.

Plaisance, G.: Lexique pédologique trilingue. — Centre de documentation universitaire, Paris 1958.

Portmann, J. P.: Etude pétrographique de quelques moraines würmiennes du glacier du Rhône. — Actes soc. helv. Sc. nat. 1955, p. 130.

Portmann, J. P.: a) Les Méthodes d'étude pétrographique des dépôts glaciaires. — Geolog. Rundschau *45/2*, 1956.

Portmann, J. P.: b) Pétrographie des moraines du glacier würmien du Rhône dans la région des lacs subjurassiens. — Bull Soc. neuch. Géographie *LI/5*, N° 10, 1956.

Pottier-Alapetite, G : Recherches phytosociologiques et historiques sur la végétation du Jura central et sur les origines de la flore jurassienne. — SIGMA *81*, 1943.

Probst, R.: Die Felsenheide von Pieterlen. — 1907.

Quantin, A.: L'évolution de la végétation à l'étage de la Chênaie dans le Jura méridional. — SIGMA *37*, 1935.

Quantin, A.: Description géographique du Jura. Le climat du Jura. Coup d'œil sur la végétation du Jura. — Bull. soc. bot. de France *105*, 1958.

Rameau de Sapin (le): Le Rhododendron du Creux du Van. — 1914, p. 31.

Rameau de Sapin (le): Catalogue floristique des éboulis du Creux du Van. — 1926.

Richard, F.: Böden auf sedimentären Mischgesteinen im Schweiz. Mittelland. — Annales Inst. féd. de Recherches forestières *XXVI*, 2, 1950.

Richard, F.: Über die Verwertbarkeit des Bodenwassers durch die Pflanze. — Annales Inst. féd. Recherches forestières *XXIX*, 1, 1953.

Richard, F.: Über Fragen des Wasserhaushaltes im Boden. — Journ. forest. suisse *4*, 1955.

Richard, F. et Beda, J.: Methoden zur Bestimmung der Wasserbindung in natürlich gelagerten Waldböden. — Annales Inst. féd. Recherches forestières *XXIX*, 2, 1953.

Richard, F. und Fehr, R.: Physikalische Bodeneigenschaften einiger Pappelstandorte im Schweizerischen Mittelland. Annales Inst. féd. Recherches forestières *XXXI*, 1, 1954.

Richard, J.-L.: L'épicéa à la limite inférieure de sa répartition naturelle dans le Jura suisse. — Journal forestier suisse *3*, 1956.

Richard, J.-L.: La phytosociologie au service de la sylviculture dans le canton de Neuchâtel. — Journal forestier suisse *1*, 1957.

Richard, J.-L : Application pratique de la phytosociologie et de la pédologie à quelques forêts d'épicéas du Jura. — Journal forestier suisse *4*, 1960.

Rickenbach, E.: Description géologique du Val-de-Travers. — Bull. soc. neuch. Sc. nat. *50*, 1925.

Roussel, L.: Les tourbières de Frasne. Leur évolution sous l'action de l'homme. — Bull. soc. for. Franche-Comté *XXVI*, 1953.

Rübel, E : Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. — Bot. Jahrbücher *47*, 1-4, 1912.

Schardt et Dubois: Description géologique de la région des Gorges de l'Areuse. — Bull. soc. neuch. Sc. nat. *30*, 1901/1902.

Schild, W.: Phytosociologie et sylviculture dans quelques forêts jurassiennes. — La Forêt *9*, 1948, p. 162.

Schmid, E.: Die Reliktföhrenwälder der Alpen. — Beitr. geobot. Landesaufnahme der Schweiz *21*, 1936.

Schmid, E.: Vegetationsgürtel und Biocoenose — Bull. Soc. bot. suisse *51*, 1941.

Schmid, E.: Carte de la végétation de la Suisse. — Comm. phytogéogr. soc. helv. Sc. nat. 1949/1950.

Schmid, H. und von Gaisberg, E.: Untersuchungen über Standort und Ertragsleistung der Fichte in Württemberg. — Mitt. württemb. Waldversuchsanstalt Stuttgart 1936.

Schönhar, S.: Untersuchungen über die Korrelation zwischen der floristischen Zusammensetzung der Bodenvegetation und der Bodenazidität. — Mitt. Verein f. forstl. Standortskartierung. Stuttgart 1955.

Schröter, C.: Das Pflanzenleben der Alpen. — 1926.

Schwarz, U.: Die natürlichen Fichtenwälder des Juras. — Beitr. geobot. Landesaufnahme d. Schweiz *35*, 1955.

Spinner, H.: La garide des Valangines. — Neuchâtel 1910.

Spinner, H.: La distribution verticale et horizontale des végétaux vasculaires dans le Jura neuchâtelois. — Mém. Université de Neuchâtel *2*, 1918.

Spinner, H.: a) Le Haut-Jura neuchâtelois nord-occidental. — Matériaux pour le levé géobot. de la Suisse *17*, 1932.

Spinner, H.: b) Contribution à la biologie et à la phytogéographie de deux phanérogames du Jura neuchâtelois. — Bull. soc. neuch. Sc. nat. *56*, 1932.

Stamm, E.: Die Eichen-Hainbuchenwälder der Nordschweiz. — Diss. Zurich 1938. Mitt bot. Museum Zürich *158*.

Thurmann, J.: Essai de phytostatique appliqué à la chaîne du Jura et aux contrées voisines. — Berne 1849.

Tüxen, R.: Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. — Mitt. flor.-soziolog. Arbeitsgem. Niedersachsen *3*, 1937.

Tüxen, R.: Das System der Norddeutschen Pflanzengesellschaften. — Mitt. flor.-soziolog. Arbeitsgem. Niedersachsen. Neue Folge *5*, Stolzenau 1955.

Tüxen, R : Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. — Arb. d. Bundesanst. f. Vegetationskartierung *13*, Stolzenau 1956.

Tüxen, R. et Diemont, W. H.: Klimaxgruppe und Klimaxschwarm. — Jahresber. d. naturhist. Ges. zu Hannover *88/89*, 1937.

Uttinger, H.: Die Niederschlagsmengen der Schweiz 1901-1940. — Schw. Wasserwirtschaftsverband, Zürich 1949

Walter, H. und Ellenberg, H.: Ökologische Pflanzengeographie. — Fortschritte der Botanik *XX*, 1958.

Wirth, C.: Flora des Traverstales und der Chasseronkette. — Beiheft bot. Centralblatt *32*, Abt. II, 1914.

Zoller, H.: Studien an Bromus erectus-Trockenrasengesellschaften in der Nordschweiz, speziell im Blauengebiet. — 1947.

Zoller, H.: Das Pflanzenkleid der Mergelsteilhänge im Weissensteingebiet. Beitrag zur Kenntnis natürlicher Reliktvegetation in der montan-subalpinstufe des Schweizer Juras. — Ber. geobot. Institut Rübel *1950*, 1951.

Zoller, H : Die Typen der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras. — Beitr. geobot. Landesaufnahme der Schweiz *33*, 1954.

Zöttl, H.: Untersuchungen über das Mikroklima subalpiner Pflanzengesellschaften. — Ber. geobot. Institut Rübel *1952*, 1953.

Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

1. **Ergebnisse der Internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch die Schweizer Alpen 1923.** Redigiert von EDUARD RÜBEL. 1924. Fr. 12.—
2. **Vegetationsstudien im Limmattal.** Von MAX SCHERRER. 1925. Fr. 4.—
3. **Festschrift Carl Schröter**
   Redigiert von HEINRICH BROCKMANN-JEROSCH. 1925 (vergr.).
4. **Ergebnisse der Internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch Schweden und Norwegen 1925**
   Redigiert von EDUARD RÜBEL. 1927. Fr. 18.—
5. **Pollenanalytische Untersuchungen an Schweizer Mooren und ihre florengeschichtliche Deutung.** Von PAUL KELLER. 1928. Fr. 9.—
6. **Ergebnisse der Internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch die Tschechoslowakei und Polen 1928**
   Redigiert von EDUARD RÜBEL. 1930. Fr. 16.50
7. **Die Flora Graubündens**
   Von JOSIAS BRAUN-BLANQUET und EDUARD RÜBEL. Fr. 90.—
8. **Die Buchenwälder Europas**
   Redigiert von EDUARD RÜBEL. 1932. Fr. 25.—
9. **Die postglaziale Entwicklungsgeschichte der Wälder von Norditalien**
   Von PAUL KELLER. 1931. Fr. 10.50
10. **Ergebnisse der Internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch Rumänien 1931.** Redigiert von EDUARD RÜBEL. 1933. Fr. 9.—
11. **Das Grosse Moos im westschweizerischen Seelande und die Geschichte seiner Entstehung.** Von WERNER LÜDI. 1935. Fr. 19.80
12. **Ergebnisse der Internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch Mittelitalien 1934.** Redigiert von EDUARD RÜBEL. Fr. 10.—
13. **Anton Schneeberger (1530—1581), ein Schüler Konrad Gesners in Polen**
    Von BOLESLAW HRYNIEWIECKI 1938. Fr. 3.50
14. **Ergebnisse der Internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch Marokko und Westalgerien 1936**
    Redigiert von EDUARD RÜBEL und WERNER LÜDI. 1939. Fr. 12.50
15. **Die Geschichte der Moore des Sihltales bei Einsiedeln**
    Von WERNER LÜDI. 1939. Fr. 7.50
16. **Zur Geschichte des Waldes im Oberhasli** (Berner Oberland)
    Von EMIL HESS. 1940 Fr. 8.—
17. **Stratigraphie und Waldgeschichte des Wauwilermooses**
    Von H. HÄRRI. 1940. Fr. 7.50

18. **Die Klimaverhältnisse des Albisgebietes**
Von Werner Lüdi und Balthasar Stüssi. 1941. Fr. 4.—

19. **Die pollenanalytische Untersuchung der Gletscherbewegung**
Von Volkmar Vareschi. 1942. Fr. 9.—

20. **Die Ostgrenze Fennoskandiens in pflanzengeographischer Beziehung**
Von Dr. Aarno Kalela. 1943. Fr. 4.—

21. **Pollenanalytische, stratigraphische und geochronologische Untersuchungen aus dem Faulenseemoos bei Spiez.** Von Max Welten. 1944. Fr. 12.50

22. **Les associations végétales de la vallée moyenne du Niger**
Par Guy Roberty. 1946. Fr. 12.—

23. **Die Pflanzengesellschaften der Schynigeplatte bei Interlaken und ihre Beziehungen zur Umwelt.** Von Werner Lüdi. 1948. Fr. 25.—

24. **Die Geschichte der Moore und Wälder am Pilatus**
Von Paul Müller. 1949. Fr. 9.50

25. **Die Pflanzenwelt Irlands (The flora and Vegetation of Ireland)**
Redigiert von Werner Lüdi. 1952. Fr. 25.50

26. **Über die spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte des Simmentals**
Von Max Welten. 1952. Fr. 11.50

27. **Die Pflanzenwelt des Eiszeitalters im nördlichen Vorland der Schweizer Alpen.** Von Werner Lüdi. 1953. Fr. 18.—

28. **Die Arten der Bromus erectus-Wiesen des Schweizer Juras**
Von Heinrich Zoller. 1954. Fr. 25.—

29. **Aktuelle Probleme der Pflanzensoziologie**
Herausgegeben von W. Lüdi. 1954. Fr. 10.50

30. **Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen**
Von Paul Müller. 1955. Fr. 12 50

31. **Die Pflanzenwelt Spaniens** (I. Teil)
Redigiert von Werner Lüdi. 1956. Fr. 28.—

32. **Die Pflanzenwelt Spaniens** (II. Teil)
Von R. Tüxen, unter Mitarbeit von E. Oberdorfer. 1958. Fr. 37.—

33. **Festschrift Werner Lüdi**
Redigiert von M. Welten und H. Zoller. 1958. Fr. 26.80

34. **Verhandlungen der vierten internationalen Tagung der Quartärbotaniker in der Schweiz 1957.** Herausgegeben von Werner Lüdi. 1958. Fr. 16.50

35. **Ergebnisse der internationalen pflanzengeographischen Exkursion durch die Ostalpen 1956.** Redigiert von Werner Lüdi. 1959. Fr. 15.—

36. **Die Pflanzenwelt der Tschechoslowakei.** Ergebnisse der 12. internationalen pflanzengeographischen Exkursion (IPE) durch die Tschechoslowakei 1958. Redigiert von Werner Lüdi. 1961. Fr. 18.50